COUNTWAY LIBRARY
HC 413K E

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE, J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VI

1ᶠ FASCICULE.

I. Nouvelles recherches sur la digestion chloroformique
par H. DE MARBAIX et J. DENYS.

II. Contribution à l'étude de l'action pathogène du Bacille commun de l'intestin
par Fr. VENDRICKX.

III. Recherches sur l'existence de la trypsine dans différents viscères
par H. DE MARBAIX et J. DENYS.

IV. La subérine et les cellules du liège
par Eugène GILSON.

V. La soie et les appareils séricigènes
par G. GILSON.

VI. Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata
par A. VAN GEHUCHTEN.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
AUG. PEETERS, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

1890

BOSTON MEDICAL
APR 27 1920
LIBRARY

CATALOGUED
APR 27 1920
M. E. C.

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LA

DIGESTION CHLOROFORMIQUE

PAR

H. DE MARBAIX & **J. DENYS**

ASSISTANT AU LABORATOIRE — PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE

A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

TRAVAIL DU LABORATOIRE D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE ET DE PATHOLOGIE EXPÉRIMENTALE.

(Mémoire déposé le 1 avril 1890.)

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LA

DIGESTION CHLOROFORMIQUE (1).

Dans un précédent travail(2), nous avons prouvé qu'en ajoutant certaines substances au sang de chien, de chat, de lapin et d'homme, on donne lieu à une formation de peptones. Les corps capables d'opérer ce dédoublement sont le chloroforme, l'éther, l'alcool, l'acide phénique, le thymol, et peut-être beaucoup d'autres encore. Nous avons établi également que tous les corps albuminoïdes qui entrent dans la composition du sang ne sont pas aptes à servir de substratum à cette digestion. Parmi ceux qui se laissent attaquer, il faut ranger l'hémoglobine et la fibrine; ils fournissent certainement la plus grande partie, si non la totalité des peptones formées. Quant à la globuline et à la sérine du sérum, elles sont réfractaires.

Nous avons fait voir, en outre, que la scission des albumines va jusqu'à la formation de leucine et de tyrosine, et qu'elle ne peut se faire que dans un milieu de composition déterminée. Celui-ci doit être ou légèrement alcalin, ou neutre, ou à peine acide. Nous disons légèrement alcalin, car le phénomène est enrayé par la présence de 1 o/o de carbonate de sodium; nous disons en outre à peine acide, car il suffit de la présence de quelques millièmes d'acide, organique ou inorganique, pour rendre la digestion impossible. De plus, il faut la présence d'une certaine quantité de sels neutres.

Quant à la nature intime du phénomène, nous n'avons pas pu l'élucider avec toute la certitude désirable. Deux hypothèses peuvent être formulées: ou bien la peptonisation est l'effet d'une action directe du chloroforme et des substances similaires sur l'hémoglobine et la fibrine, ou bien elle est le résultat d'un ferment auquel ces substances donneraient naissance.

(1) La plupart des expériences suivantes ont été exécutées pendant les trois derniers mois de l'année 1889.

(2) J. Denys et H. De Marbaix : Sur les peptonisations provoquées par le chloroforme et quelques autres substances; La Cellule, t. V, 1889.

Nous n'avons pu établir laquelle de ces deux hypothèses était la vraie. Tout au plus avons nous montré que, si l'on opine pour l'intervention d'une zymase, il faut admettre qu'elle peut dériver de la fibrine elle-même, ou du moins des globulines que celle-ci cède peu à peu aux solutions salines.

Nous nous proposons de continuer dans les pages suivantes l'étude de ce que nous avons appelé la digestion chloroformique, et nous commençons par examiner ce qui arrive, quand, au lieu de mettre la fibrine de chien dans le sérum de chien, on l'introduit dans le sérum de quelques autres espèces : bœuf, porc, cheval, etc.

Expériences de digestion de la fibrine de chien dans le sérum de bœuf, de porc et de mouton.

Nous savons par nos expériences antérieures, que la fibrine de chien se dissout dans le sérum de chien chloroformé après trois heures en moyenne, quelquefois plus tôt (après deux heures), mais d'autres fois aussi plus lentement (après quatre heures).

Le tableau suivant rapporte le résultat de quelques expériences avec de la fibrine de chien et du sérum chloroformé ou éthérisé (10 o/o) de diverses autres espèces animales.

TABLEAU I.

PROVENANCE DU SÉRUM	RÉSULTATS
Sérum de veau I.	Aucun changement après 5 jours.
id. II.	id. 4 id.
Sérum de porc I.	id. 3 id.
id. II.	id. 4 id.
id. III.	id. 5 id.
Sérum de mouton.	id. 9 id.

Ainsi la fibrine de chien, qui se dissout dans son sérum en quelques heures, est encore intacte après 3, 4, 5 et 9 jours dans les sérums étrangers de bœuf, de porc et de mouton. Et qu'on ne dise pas que nous nous sommes servi d'une fibrine de chien réfractaire pour l'un ou l'autre motif. Non, car outre que les fibrines employées proviennent toutes d'animaux différents, ce qui exclut tout effet de hasard, nous avons souvent eu l'occasion,

par des tubes témoins, de nous assurer que notre fibrine possédait toutes les qualités requises.

Voici une de ces expériences. La fibrine employée est de la fibrine de chien.

TABLEAU II.

NATURE DU SÉRUM	ÉTAT DES TUBES APRÈS			
	2 1/2 H.	4 1/2 H	3 JOURS	5 JOURS
Sérum de chien chloroformé.	Presque tout est dissous.	Dissolution complète.		
Sérum de chien non chloroformé.	o	o	o Odeur de putréfaction.	
Sérum de veau chloroformé.	o	o	o	o

En voici une autre faite avec de la fibrine provenant d'un exsudat inflammatoire.

A l'occasion de l'autopsie d'un chien mort de péritonite à la suite d'une injection d'acide acétique dans le ventre, nous recueillons entre les anses intestinales des membranes de fibrine épaisses et gorgées d'un exsudat transparent et incolore. Après avoir été malaxées dans l'eau, ces membranes ont perdu presque tout le sérum dont elles étaient imprégnées; elles ne forment plus qu'une masse constituée par des filaments et des membranes minces, par conséquent éminemment propre à subir l'action d'une digestion. Malgré cet état de division profonde, les résultats furent les mêmes, comme on peut le voir par le tableau suivant.

TABLEAU III.

COMPOSITION DES TUBES	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS	
	3 HEURES	6 JOURS
Exsudat péritonéal du chien.	Dissolution.	
Sérum de veau.	o	o
Sérum de porc.	o	o

A quoi tient l'absence de dissolution dans le sérum du bœuf, du porc et du mouton? C'est ce que nous allons examiner.

La digestion chloroformique exige, outre la présence du chloroforme ou d'une substance similaire, une réaction déterminée et la présence d'une certaine quantité de sels.

Voyons si l'une ou l'autre de ces deux conditions fait défaut.

Commençons par la réaction. Comme le sérum de chien, les sérums de bœuf, de porc et de mouton sont légèrement alcalins, ce n'est donc pas la réaction que l'on peut incrimer. Du reste, nous savons par nos expériences précédentes que la peptonisation est possible dans un milieu neutre et même dans un milieu très faiblement acide; elle est aussi compatible avec une augmentation d'alcalinité (1/2 o/o de carbonate de sodium).

Ce n'est pas d'avantage parce que ces sérums sont trop riches ou trop pauvres en sels, car le sérum de chien supporte de fortes dilutions avec l'eau pure sans perdre son pouvoir digestif.

Le tableau suivant en fournit une preuve.

TABLEAU IV.

QUANTITÉ DE SÉRUM DE CHIEN	QUANTITÉ D'EAU PURE	ÉTAT DE LA FIBRINE DE CHIEN APRÈS					
		1 H.	2 H.	3 H.	4 H.	17 H.	5 J.
10 cc.	0 cc.	0	Désagrégation.	Dissolution quasi complète.	*Dissolution complète.*		
8 cc.	2 cc.	0	id.	Les 3/4 diss.	Traces.	*Dissolution.*	
6 cc	4 cc.	0	id.	La 1/2 diss.	Presque tout diss.	Pas de changement.	Pas de changement.
4 cc.	6 cc.	0	id.	id.	id.	id.	id.
2 cc.	8 cc.	0	0	0	0	Un peu de désagrégation.	id.
0 cc.	10 cc.	0	0	0	0	0	0

On peut se demander si l'absence de pouvoir digestif n'est pas dû à ce que la proportion des divers sels dissous dans le sérum diffère d'espèce à

espèce, et est peut-être impropre chez quelques-unes à la digestion chloroformique. Mais, l'expérience suivante le prouve, on peut modifier profondément cette proportion, par exemple en diluant le sérum de chien avec de l'eau salée physiologique, sans lui enlever ses propriétés.

TABLEAU V.

QUANTITÉ DE SÉRUM DE CHIEN	QUANTITÉ D'EAU SALÉE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS					
		1 H.	2 H.	3 H.	4 H.	17 H.	5 J.
10 cc.	0 cc.	0	Désagrég.	Encore des traces.	*Dissolution complète.*		
8 cc.	2 cc.	0	id.	4/5 diss.	Encore des traces.	Même état	*Dissolution complète.*
6 cc.	4 cc.	0	id.	3/4 diss.	id.	id.	id.
4 cc.	6 cc	0	id.	1/2 diss.	id.	id.	id.
2 cc.	8 cc.	0	id.	1/2 diss.	id.	id.	id.
0 cc.	10 cc.	0	0	0	Désagrég. comm.	1/2 diss.	id.

Si l'on fait abstraction de quelques restes insignifiants, la dissolution s'est opérée dans tous les tubes dilués en 4 heures. Il a fallu seulement une heure de plus que pour le témoin avec du sérum pur.

Ce n'est pas non plus la concentration du sérum de bœuf, qui est un obstacle à la digestion; car dilué avec de l'eau pure ou de l'eau salée, il n'en reste pas moins impuissant.

TABLEAU VI.

QUANTITÉ DE SÉRUM DE VEAU	QUANTITÉ D'EAU PURE OU SALÉE	ÉTAT DE LA FIBRINE DE CHIEN APRÈS 54 HEURES
10 cc.	0 cc.	Intacte.
6 cc.	4 cc. d'eau pure.	id.
2 cc.	8 cc. id.	id.
6 cc.	4 cc. d'eau salée.	id.
2 cc.	8 cc.	id.

Fait surprenant, et qui prouve mieux encore que toutes les expériences précédentes que ce ne sont ni la réaction ni la composition saline qui font obstacle à la dissolution, *c'est que les sérums de bœuf, de porc et de mouton, bouillis et filtrés, acquièrent les qualités du sérum de chien et dissolvent la fibrine après addition de chloroforme ou de substances similaires.*

En voici deux exemples : le premier avec du sang de bœuf bouilli après acidification et rendu ensuite légèrement alcalin, le second avec du sérum de mouton simplement bouilli.

TABLEAU VII.

NATURE DE LA FIBRINE			ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS				
			2 1/2 H.	5 H.	1 J.	2 J.	4 J.
Sang de bœuf bouilli.	Fibrine de chien.		Désagrégation.	Encore des traces.	*Dissolution.*		
	id. de veau.		o	o	o	o	
Sérum de mouton non chauffé	Fibrine de chien.		o	o	o	o	o
	id. mouton.		o	o	o	o	o
Sérum de mouton bouilli.	Fibrine de chien.				Dissolution partielle.	*Dissolution.*	
	id. mouton.		o	o	o	o	o

Le tableau suivant est tout aussi démonstratif. La fibrine de chien qui servit à cette expérience était de la fibrine fraîche, provenant du même animal, lavée à plusieurs reprises dans l'eau bouillie, et présentant encore une légère teinte rose.

A remarquer l'absence de digestion dans le sérum de porc et de bœuf. Dans le sang bouilli, filtré et *chloroformé*, elle est déjà évidente après trois heures et demie, et achevée après quinze heures. Il n'est pas douteux pourtant que la dissolution était finie beaucoup plus tôt, malheureusement les tubes n'ont pu être examinés dans l'intervalle. Dans le même sang bouilli et filtré, mais *non chloroformé*, la fibrine est encore intacte après quinze heures; elle se dissout plus tard, il est vrai, mais sous l'influence des nombreux germes qui avaient transformé le milieu en véritable culture.

TABLEAU VIII.

COMPOSITION DES TUBES	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS			
	3 1/2 H.	15 H.	24 H.	2 J.
Sérum de porc chloroformé.	o	o	o	o
Sérum de bœuf chloroformé.	o	o	o	o
Sang bouilli de chien sans chloroforme.	o	o	Dissol. Beaucoup de microbes.	
Id. de porc sans chloroforme.	o	o	Dissol. Beaucoup de microbes. Odeur de putréfaction	
Id. de bœuf sans chloroforme.	o	o	Id.	
Sang bouilli de chien chloroformé.	Commenc. de désagrég.	*Dissolution.*		
Id. de porc chloroformé.	Id.	*Dissolution.*		
Id. de bœuf chloroformé.	Id.	*Dissolution.*		

Comment faut-il expliquer ce curieux résultat? Pourquoi l'ébullition a-t-elle conféré des propriétés digestives à des sérums par eux-mêmes inertes? Poser cette question, c'est se demander quels sont les changements survenus par le chauffage à 100°. La modification capitale, la seule sans doute qui mérite d'être prise en considération, est assurément la précipitation presque totale des albumines. Or des corps perdant leur solubilité sont condamnés à l'impuissance : *corpora non agunt nisi soluta*. Il est donc tout naturel de voir en elles l'obstacle à la digestion. Les sérums chloroformés de bœuf, de porc et de mouton sont sans action sur la fibrine du chien, non pas parce que certaines substances nécessaires leur font défaut, mais parce qu'ils renferment des corps qui exercent sur cette opération une action d'arrêt ou d'inhibition. Quant au mécanisme de cette action, il est des plus obscur. La théorie des fermentations de Naegeli nous paraît seule capable d'en fournir une explication. D'après se savant, les ébranlements communiqués par les ferments aux substances qu'ils sont aptes à dédoubler, constituent l'essence intime de toute fermentation, et l'on conçoit que la présence de certains corps soit de nature à modifier ces vibrations de façon à les rendre inefficaces. Mais, avouons-le, c'est là une simple hypothèse.

Nous nous sommes demandés ce qui arriverait si, à du sérum de chien, on mêlait un sérum inerte, par exemple du sérum de porc. La réponse est donnée par le tableau IX.

TABLEAU IX.

QUANTITÉ DE SÉRUM DE CHIEN	QUANTITÉ DE SÉRUM DE PORC	ÉTAT DE LA FIBRINE DE CHIEN APRÈS								
		2 H.	3 H.	4 H.	6 H.	11 H.	22 H.	31 H.	2 J.	5 J.
10 cc.	0 cc.	?	*Dissoute.*							
8 cc.	2 cc.	0	?	Presque complétement dissoute.	*Dissoute.*					
6 cc.	4 cc.	0	0	0	0	?	*Dissoute.*			
4 cc.	6 cc.	0	0	0	0	0	0	Presque complétement dissoute.	*Dissoute.*	
2 cc.	8 cc.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0 cc.	10 cc.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

L'action suspensive exercée par le sérum de porc est évidente : plus la proportion de celui-ci augmente, plus la dissolution est retardée.

Dans le sérum de chien pur, elle est complète après 3 heures,
dans celui qui renferme 20 o/o de sérum de porc, après 6 »
» » 40 o/o » » 22 »
» » 60 o/o » » 2 jours.

Dans le tube où ce sérum atteint le chiffre de 80 o/o, la fibrine est encore intacte après 5 jours.

Expériences de digestion de fibrine de divers animaux dans leur sérum propre.

Dans notre premier mémoire, nous avons étudié le sort de la fibrine de chien, de chat, de lapin et d'homme dans leur propre sérum, et nous avons vu que toutes ces fibrines finissent par être dissoutes, quoique après un temps variable suivant les espèces. Continuons à présent cette étude pour le bœuf, le mouton, le porc et le cheval.

Les fibrines de ces espèces, plongées dans leur sérum correspondant, n'ont pas présenté de dissolution, ou ne l'ont présentée que d'une façon inconstante.

Ainsi la fibrine de bœuf n'a offert un commencement de dissolution que dans 1 cas sur 5; disons pourtant que, n'ayant pas recueilli le sérum nous-mêmes, nous ne pouvons garantir absolument sa pureté. Dans les 4 autres cas, elle est restée intacte, quoique les tubes fussent demeurés de 4 à 6 jours dans la couveuse.

Deux expériences faites avec des sérums et des fibrines de mouton donnèrent des résultats négatifs, même après 9 jours.

Plusieurs essais avec le cheval se comportèrent de la même façon.

Quant au porc, tantôt il y eut dissolution, tantôt la fibrine resta intacte.

L'indissolubilité de la fibrine pourrait tenir à deux causes : d'abord à sa constitution intime; elle serait réfractaire à l'action du chloroforme; ensuite au milieu lui-même, dont nous connaissons déjà l'action inhibitrice sur la fibrine de chien. On démontre facilement que c'est la dernière hypothèse qui doit être adoptée, car ces fibrines, plongées dans du sérum de chien, y subissent la digestion.

Nous faisons suivre les tableaux de quelques-unes de ces expériences; plusieurs sont à la vérité un peu compliqués à cause du grand nombre de digestions dont ils sont composés, mais nous avons préféré les présenter dans leur ensemble plutôt que les scinder.

TABLEAU X.

Expérience avec du sérum de veau éthérisé (10 o/o) et de diverses espèces de fibrine. A noter l'intégrité de la fibrine de chien, de veau et de cheval, et la digestion partielle de celle du porc.

NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS			
	12 H.	24 H.	3 J.	4 J.
Fibrine de veau.	o	o	o	o
id. chien.	o	o	o	o
id. cheval.	o	o	o	o
id. porc.	o	La plus grande partie est dissoute.	Même état.	Pas de progrès.

TABLEAU XI.

Digestion de diverses espèces de fibrine dans du sérum de porc éthérisé (10 o/o). A noter la dissolution de la fibrine de porc.

NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS		
	2 J.	3 J.	4 J.
Fibrine de porc.	o	Désagrégation et dissolution partielle.	Les 4/5 dissouts.
id. chien.	o	o	o
id. veau.	o	o	o
id. cheval.	o	o	o

TABLEAU XII.

Digestion de diverses fibrines dans du sérum provenant de deux autres porcs.

NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS 6 JOURS	
	PREMIER SÉRUM	SECOND SÉRUM
Porc 1	Intacte.	Intacte.
Porc 2	id.	id.
Veau 1	id.	id.
Veau 2	id.	id.
Chien	id.	id.
Cheval	id.	id.

Tandis que, dans les tableaux X et XI, la fibrine de porc s'est dissoute partiellement, elle n'a présenté dans celui-ci aucune modification.

TABLEAU XIII.

Il comprend des digestions de fibrine de chien, de porc, de veau et de cheval dans les sérums chloroformés de ces mêmes espèces. On remarquera la dissolution de toutes les fibrines dans le sérum de chien, mais se faisant inégalement vite, et la dissolution de la fibrine de porc dans le sérum de porc.

	NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DES FIBRINES APRÈS					
		5 H.	6 H.	19 H.	26 H.	31 H.	6 J.
Sérum de chien.	Chien.	*Dissolution.*					
	Porc.	o	o	*Dissolution*			
	Cheval.	o	o	Encore qq. restes.	*Dissolution.*		
	Veau.	o	o	o	Commencement de dissol.	*Dissolution.*	
Sérum de porc.	Chien.	o	o	o	o	o	o
	Porc.	o	o	?	1/2 diss.	Peu de progrès.	Encore qq. restes.
	Cheval.	o	o	o	o	o	o
	Veau.	o	o	o	o	o	o
Sérum de cheval.	Chien.	o	o	o	o	o	o
	Porc.	o	o	o	o	o	o
	Cheval.	o	o	o	o	o	o
	Veau.	o	o	o	o	o	o
Sérum de veau.	Chien.	o	o	o	o	o	o
	Porc.	o	o	o	o	o	o
	Cheval.	o	o	o	o	o	o
	Veau.	o	o	o	o	o	o

Comme ce tableau le prouve, et comme nous avons eu souvent l'occasion de le constater parmi les fibrines que nous avons étudiées, nous n'en avons pas trouvé qui résistassent au sérum complet de chien chloroformé ou éthérisé. Mais quand ce dernier a été bouilli, avec ou sans addition préalable d'acide acétique, il semble perdre la faculté de dissoudre certaines fibrines.

TABLEAU XIV.

	NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS			
		3 H.	22 H.	2 J.	3 J.
Sérum de chien.	Fibrine de veau.	o	o	Dissolution partielle.	
	id. porc.	o	*Dissolution.*		
	id. cheval.	o	*Dissolution.*		
Sérum de chien bouilli.	Fibrine de veau.	o	o	o	?
	id. porc.	o	o	o	o
	id. cheval.	o	o	o	?
Sérum de chien bouilli après acidif. et alcalinisé légèrement.	Fibrine de veau.	o	o	?	?
	id. porc.	o	o	o	o
	id. cheval.	o	o	o	o

Si nous devons en juger par une expérience faite avec du sérum humain, celui-ci est loin de posséder le pouvoir digestif pour ainsi dire universel du sérum de chien. Il est vrai que ce sérum ne provient pas d'une saignée, mais d'un drainage exécuté dans les jambes d'un malade hydropique atteint d'une affection cardiaque. D'après le précipité produit par l'acide azotique, ce liquide ne renfermait pas beaucoup d'albumine; par l'ébullition il devenait opalescent, mais ne donnait pas de précipité, sans doute à cause de sa richesse en carbonate. Il servit à faire trois séries de digestions; dans la première il fut employé comme tel, dans la seconde après simple ébullition, et enfin dans la troisième après précipitation des albumines au moyen d'un peu d'acide acétique et de l'ébullition. Tous les tubes furent chloroformés, sauf un qui servit de témoin; ceux de la dernière série furent rendus légèrement alcalins au moyen du carbonate de sodium.

TABLEAU XV.

	NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS						
		3 1/2 H.	5 H.	7 H.	20 H.	2 J.	4 J.	5 J.
Sérum non chauffé.	Fibrine de chien.	La plus grande partie diss.	*Dissolution.*					
	id. cheval.	o	o	o	o	o	o	o
	id. veau.	o	o	o	o	o	o	o
	id. porc.	o	o	o	o	o	o	o
Sérum bouilli.	Fibrine de chien.	o	Désagr. commence.	Un peu de dissol.	La plus grande partie dissoute	*Dissolution*		
	id. cheval.	o	o	o	o	o	o	o
	id. veau.	o	o	o	o	o	o	o
	id. porc.	o	o	o	o	o	o	o
Sérum bouilli après acidification.	Fibrine de chien.	o	o	o	Désagrégation commence.	La plus grande partie dissoute.	*Dissolution.*	
	id. cheval.	o	o	o	o	o	o	o
	id. veau.	o	o	o	o	o	o	o
	id. porc.	o	o	o	o	o	o	o
Tube témoin (non chloroformé, avec fibrine de chien).		o	o	o	o	*Dissolution* mais forte odeur de putréfaction.	o	o

Dans cette expérience, la fibrine de chien s'est dissoute dans les 3 tubes chloroformés, mais inégalement vite, phénomène que nous avons déjà signalé dans notre premier travail. Quant aux autres fibrines, elles étaient encore intactes dans tous les tubes après 5 jours.

La dissolution plus lente de la fibrine de chien dans les deux sérums bouillis paraît indiquer que la présence des albumines n'est pas absolument indifférente pour la peptonisation de la fibrine. C'est ce qu'indique encore

l'expérience suivante faite avec de l'eau salée physiologique et de l'eau pure additionnées ou non d'une goutte de sérum.

TABLEAU XVI.

COMPOSITION DES TUBES	ÉTAT DE LA FIBRINE DE CHIEN APRÈS					
	3 H.	5 H.	10 H.	32 H.	5 J.	17 J.
Eau salée + 1 gtt. de sérum de chien.	0	*Dissolution.*				
Eau salée pure.	0	Un peu de dissolution?	La plus grande partie dissoute.	Presque entièrement diss.	*Dissolution.*	
Eau pure.	0	0	0	0	0	0
Eau pure + 1 gtt. de sérum de chien.	0	0	0	0	0	0

Dans l'eau salée additionnée d'une trace de sérum, la dissolution présente une avance considérable, au moins d'un jour, sur l'eau salée pure. Mais si l'albumine active considérablement la dissolution dans un milieu salin convenable, elle ne peut suppléer à l'action de ce dernier, comme le montrent les résultats fournis avec l'eau pure; la fibrine y est encore intacte après la longue période de 17 jours de couveuse.

Est-ce une preuve de l'intervention d'un ferment fourni par les substances albuminoïdes? Nous n'osons nous prononcer.

Action dissolvante de certains sels et autres corps en solution concentrée sur la fibrine.

On sait depuis longtemps que les solutions concentrées de certains sels neutres dissolvent la fibrine. Cette action a été étudiée par un grand nombre d'auteurs. L'année dernière, LIMBOURG (1) reconnut que cette propriété appartient à un grand nombre de sels, et même au sucre de canne et au sucre de lait; de plus, il put confirmer que l'urée jouissait du même pouvoir. Ces faits nous ont engagé à faire une série d'expériences avec des fibrines de chien, de lapin et de veau et des solutions saturées de borax, de salpêtre et d'urée, chloroformées ou non. Le tableau suivant résume ces recherches.

(1) PH. LIMBOURG : Ueber Lösung und Fällung von Eiweisskörpern durch Salze; Zeitschr. f. phys. Chem., B. XIII, 1889.

TABLEAU XVII.

	NATURE DE LA FIBRINE	ÉTAT DE LA FIBRINE APRÈS							
		15 H.	24 H.	3 J.	31 J.	15 H.	24 H.	3 J.	21 J.
		TUBES CHLOROFORMÉS (10%)				TUBES NON CHLOROFORMÉS			
Borax.	Chien.	0	0	0	0	0	0	*Dissolution.*	
	Veau.	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lapin.	0	0	0	0	0	0	0	0
Salpêtre.	Chien.	0	0	0	0	0	0	0	0
	Veau.	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lapin.	0	0	0	0	0	0	0	0
Urée.	Chien.	0	0	0	0	part. diss	1/2 Diss.	*Dissolution.*	
	Veau.	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lapin.	0	0	0	0	0	0	0	0

Ce tableau suscite plusieurs réflexions :

1° Dans la série de tubes non chloroformés, la fibrine de chien s'est dissoute dans le borax et dans l'urée, mais pas dans le salpêtre. Tous les sels ne conviennent donc pas à la fibrine de chien.

2° Les fibrines de lapin et de veau sont demeurées intactes dans tous les tubes, aussi bien dans les chloroformés que dans les non chloroformés. Ce fait n'est pas en contradiction avec ceux observés par Limbourg, cet auteur s'étant servi d'une autre fibrine, de fibrine de porc. Il a du reste remarqué lui même que la fibrine de bœuf ne convient pas pour ce genre de recherches. Rappelons à ce propos que les fibrines de lapin et de veau mettent plus de temps pour se dissoudre dans le sérum de chien, que celle de ce dernier animal. Elles paraissent se laisser attaquer beaucoup plus difficilement.

3° Si la fibrine de chien a disparu dans le borax et l'urée non chloroformée, elle s'est maintenue dans les milieux chloroformés. S'il n'est pas un effet du hasard, ce fait est singulier et de nature à faire considérer la dissolution par le chloroforme et celle par les sels comme étant le résultat d'un mécanisme tout différent.

Digestion chloroformique du sang de quelques espèces non encore étudiées jusqu'ici.

Dans notre première publication, nous ne nous sommes occupés que du sang de chien, de chat et d'homme, et nous avons vu qu'il fournissait, même après défibrination, une bonne réaction de biuret.

Le sang défibriné des autres espèces que nous avons examinées se comporte différemment. Chez les unes, il se forme, à la vérité, des peptones, mais leur proportion est très faible et ne peut guère entrer en comparaison avec celle fournie, par exemple, par le chien. La réaction est légère et bien souvent à peine indiquée. C'est ce qu'on observe avec le sang du lapin et du porc. Avec ceux des autres (cheval et bœuf) nous n'avons obtenu que des réactions négatives.

Ces résultats concordent très bien avec ceux fournis antérieurement par les digestions de fibrine. En effet nous avons vu que le sérum de lapin ne dissout la fibrine qu'avec beaucoup de lenteur et que celui de porc est inconstant dans son action; quant à celui du cheval et du bœuf, il laisse la fibrine absolument intacte.

Digestion chloroformique d'un mélange de sang de diverses espèces.

Nous avons établi plus haut que certains sérums mêlés, à celui de chien, jouissent de la propriété de le rendre complétement inerte vis-à-vis de la fibrine. Nous nous sommes demandé si l'hémoglobine du chien n'éprouverait pas également les conséquences de cette influence inhibitrice, et, si en mélangeant en certaines proportions du sang de veau avec du sang de chien, on n'arriverait pas à enrayer toute peptonisation dans ce dernier. C'est effectivement ce qui arrive; mais de même que, par l'ébullition, le sang de veau perd son pouvoir suspensif sur la digestion de la fibrine, de même il le perd par la même opération sur celle de l'hémoglobine. Les deux tableaux suivants sont là pour l'attester. Tous les tubes renferment 10 o/o de chloroforme.

TABLEAU XVIII.

A noter l'absence de réaction dans le tube composé d'un mélange de sang de veau et de sang de chien, et une bonne réaction dans celui renfermant du sang de veau bouilli.

COMPOSITION DES TUBES	RÉACTION DU BIURET
25 cc. de sang de veau + 5 cc. de sang de chien.	Réaction négative.
25 cc. de sang de veau bouilli et filtré + 5 cc. de sang de chien.	Bonne réaction.

TABLEAU XIX.

Sang défibriné de chien et de veau. Tubes analysés après 2 jours de couveuse. La quantité de sang de chien est la même dans tous : 5 cc.

COMPOSITION DES TUBES	RÉACTION DU BIURET AVEC LE SULF. DE CUIVRE A 2 0/0	
	10 GTT.	20 GTT.
Sang de chien 5 cc.	Coloration rouge pourpre foncé.	Nuance violette assez franche, mais le rouge domine encore.
Id. + 10 cc. de sang de veau bouilli.	Id.	Id.
Id. + 20 cc. id.	Bonne réaction, mais difficile à évaluer, le filtrat étant coloré en jaune.	
Id. + 10 cc. de sang non bouilli.	0	
Id. + 20 cc. id.	0	
Sang de veau 10 cc.	0	
Id. + 10 cc. de sang de veau bouilli.	0	

Les résultats fournis par ces deux tableaux, surtout par le table XIX, sont des plus démonstratifs. Dans ce dernier, le sang défibriné de chien nous donne une réaction intense, aussi marquée que celle qui se développe dans une solution de peptone à 5 0/0, comme nous nous en sommes assurés directement par comparaison. Dans les 5 cc. de sang, il s'était donc formé la quantité relativement considérable de 0,25 gr. de peptones. Dans le second tube (sang de chien 5 cc. + sang de veau bouilli 10 cc.), la proportion est sensiblement la même, dans le 3^{me} tube (sang de veau bouilli 20 cc.), elle paraît plus faible, mais le filtrat final étant coloré assez fortement en

jaune, il nous a été impossible de l'évaluer exactement. Par contre, dans les mélanges de sang de chien et de sang de veau non bouilli, il ne s'est pas formé la moindre trace de peptones, pas plus que dans ceux composés exclusivement du sang de veau. L'action inhibitrice de ce dernier se trouve ainsi clairement établie.

Nous avons mentionné plus haut que le sang de porc défibriné est le siège d'une peptonisation réelle, quoique faible, et nous nous sommes demandé ce qui se produirait si l'on mêlait ce sang à du sang de chien, de façon à avoir un mélange de deux liquides qui, chacun à part, se laissent peptoniser. Or, à en juger d'après l'expérience suivante, la digestion serait devenu impossible.

TABLEAU XX.

COMPOSITION DES TUBES	RÉACTION DU BIURET APRÈS UN JOUR DE COUVEUSE
10 cc. de sang de porc défibriné.	Réaction faible.
Id. + 5 cc. de sérum de chien.	Réaction complétement négative.

Il est évident que ce fait demande de nouvelles confirmations, mais il nous a semblé assez intéressant pour être rapporté. Il concorde du reste très bien avec la façon dont la fibrine de chien se comporte dans le sérum du porc.

En résumé, la fibrine de chien qui se dissout rapidement en présence du chloroforme dans le sérum du même animal, demeure intacte, dans les sérums de porc, de mouton, de bœuf et de cheval, du moins pendant une semaine, mais elle s'y laisse attaquée après précipitation des albumines par la chaleur.

Du sang ou du sérum de chien, mêlé en certaines proportions à du sang ou du sérum des mêmes espèces, perd ses propriétés digestives.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DE L'ACTION PATHOGÈNE DU

BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN

PAR

FR. VENDRICKX

Travail du laboratoire d'anatomie pathologique
et de pathologie expérimentale de l'université de Louvain.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ACTION PATHOGÈNE

DU

BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN.

Dans un travail publié dans le volume précédent de « *La Cellule* », L. Laruelle (1) a démontré que le *Bacillus coli communis* d'Escherich doit être considéré comme l'agent de la péritonite par perforation. Il a isolé ce microbe dans deux cas consécutifs à une hernie intestinale étranglée, et il a prouvé que, si l'on produit par l'un ou l'autre artifice une perforation de l'intestin chez les animaux, on provoque une inflammation du péritoine due au même bacille et entraînant la mort. L'action pathogène de ce bâtonnet est double; en premier lieu, par les poisons qu'il sécrète, il produit une intoxication générale, à l'instar des microbes septiques; en second lieu, il agit dans certaines conditions déterminées comme agent phlogogène, par exemple quand il est mis en contact avec une séreuse altérée par un liquide irritant, tel que la bile ou une émulsion de matières fécales stérilisées. Ce dernier fait découle à toute évidence des nombreuses expériences de Laruelle. Injecté dans le péritoine avec de l'eau salée, il ne produit pas de lésions sensibles à l'œil nu, mais injecté avec l'un des liquides irritants énumérés plus haut, il provoque l'inflammation de la séreuse avec son cortège habituel de symptômes : la congestion, l'exsudation, la formation de fausses membranes, etc. D'un autre côté, la bile et les matières fécales stérilisées, sans microbes, ne produisent pas plus d'altérations macroscopiques que les microbes injectés dans un liquide indifférent.

Les recherches de Laruelle établirent ainsi pour la première fois avec certitude que le bacille commun de l'intestin joue un rôle dans la pathogénie humaine et est la cause d'une maladie des plus redoutables : la péritonite par perforation.

(1) Laruelle : Étude bactériologique sur la péritonite par perforation; La Cellule, t. V, 1889.

Dans un travail paru le 2 avril dernier et fait sans aucune connaissance des recherches de Laruelle, Bönnecken (1) étudie les microorganismes que l'on trouve dans la sérosité du sac des hernies étranglées. Il eut l'occasion d'observer plusieurs cas de ce genre chez l'homme; en outre, à l'effet d'étendre le cercle de ses investigations, il pratiqua la ligature d'une anse intestinale chez un certain nombre de chiens, de manière à produire une sorte d'incarcération interne. Les premières expériences lui ayant démontré que le liquide exsudé par l'anse étranglée ne s'accumule pas dans le péritoine, mais est résorbé au fur et à mesure de sa sécrétion, il eut l'idée d'enfermer un segment de l'intestin dans un condôme en gutta-percha stérilisé et de lier celui-ci sur l'anse, de façon à constituer une véritable poche herniaire, à l'intérieur de laquelle la sérosité exhalée par la partie étranglée s'accumulait, sans danger aucun de résorption.

Sur les plaques faites avec la sérosité herniaire de l'homme, aussi bien que sur celles faites avec la sérosité du chien obtenue par le procédé du condôme, il se développa un grand nombre d'espèces différentes, parmi lesquelles Bönnecken en décrit treize, les autres ne méritant pas, à cause de leur rareté, d'attirer particulièrement l'attention. Parmi ces treize espèces, la plus importante est le *Bacillus coli communis*; elle fut rencontrée 11 fois sur 15, et, dans la plupart des cas, elle était si bien représentée qu'elle constituait souvent à elle seule la totalité de toutes les colonies. Cette constatation concorde parfaitement avec le rôle que les travaux de Laruelle assignent à cet organisme dans la terminaison ordinaire de la hernie abandonnée à elle-même : la péritonite par perforation.

Ce dernier a trouvé dans les péritonites, qu'il a provoquées, le bacille de l'intestin presque toujours à l'état de pureté, tandis que des sacs herniaires, Bönnecken a isolé un grand nombre d'espèces. Il n'y a entre ces deux résultats aucune contradiction, les recherches portant sur deux stades très éloignés l'un de l'autre. Ils prouvent seulement que dans le développement des lésions consécutives à l'étranglement, une espèce de microbes se développe mieux que ses rivales, et parvient même à les supplanter complétement. D'après les observations de Garré (2) et de Bönnecken, ce seraient les microcoques du contenu intestinal qui se montreraient en premier lieu dans

(1) H. B. Bönnecken. : Ueber Bakterien des Bruchwassers eingeklemmter Hernien und deren Beziehung zur peritonealen Sepsis; Virch. Arch., B. CXX, 1890.

(2) C. Garré : Bacteriologische Untersuchungen des Bruchwassers eingeklemmter Hernien; Fortschr. d. Med., B. IV, 1886.

la sérosité du sac herniaire; plus tard apparaîtraient les bacilles, et nous savons que les premiers ont disparu quand la péritonite par perforation s'est déclarée.

La suite du travail de Bönnecken traite du mode d'action des différentes espèces microbiennes isolées par lui. Injectées dans le péritoine en quantité suffisante, elles produisent un état morbide général, suivi quelquefois de mort, mais pas de péritonite. Ces organismes secrètent donc des principes toxiques, soit sur place, soit après leur pénétration dans le sang, et c'est à ces principes qu'il faut attribuer la mort consécutive à l'incarcération d'une hernie, elle est par conséquent le résultat d'une septicémie. Ces propositions ont été formulées antérieurement par Laruelle pour le bacille commun et démontrées par lui à toute évidence; il a établi en particulier que l'intoxication par les produits sécrétés par ce bâtonnet constitue le danger le plus grave pour l'organisme, et un danger bien plus redoutable que les lésions inflammatoires du côté du péritoine.

Mais ce microbe apparaît comme agent morbifique dans d'autres circonstances encore, comme le démontrent les observations suivantes :

Observation I. Nous recueillons dans l'histoire de la maladie les faits qui nous intéressent directement. Quatre mois avant de se présenter à la clinique chirurgicale de M. le Prof. Debaisieux, la femme X a fait une maladie caractérisée par de violentes douleurs dans le ventre, du météorisme, des vomissements et de la diarrhée. Le médecin traitant prescrivit à l'extérieur des émissions sanguines locales, des frictions mercurielles, des cataplasmes, et à l'intérieur de l'opium. Après 15 jours, les vomissements et la diarrhée prirent fin, les douleurs devinrent moins vives et se localisèrent dans le flanc gauche, mais le ballonnement persista. Dans la suite, il survint plusieurs recrudescences avec vomissements et une tumeur se forma peu à peu dans le ventre, de plus une fièvre hectique semble s'être développée en même temps. Quand la malade se présenta à la clinique chirurgicale, une ponction exploratrice fut pratiquée et donna issue à une grande quantité de pus. L'examen microscopique n'y décéla que des bâtonnets de petite taille, et des cultures sur gélatine en tubes roulés ne donnèrent naissance qu'à une seule sorte de colonies, tout à fait typiques pour la variété la plus commune du *Bacillus coli communis*.

Les symptômes présentés par la malade, le traitement institué par le médecin, la marche ultérieure de l'affection, les résultats fournis par les

cultures, tout enfin nous autorise à diagnostiquer chez cette femme une perforation intestinale suivie de péritonite probablement localisée et due à l'arrivée dans le péritoine du bacille commun et du contenu irritant de l'intestin. Ce cas présente, avec ceux de péritonite à la suite de hernie étranglée, beaucoup d'analogie. Il permet d'espérer que, dans des cas analogues, à diagnostic souvent obscur, les ensemencements sur gélatine avec les produits d'une ponction pourront fixer la nature de la maladie.

Observation II. Chez un phthisique du service de M. le Prof. VERRIEST, il se déclara un pneumothorax qui entraîna la mort trois semaines plus tard. A l'autopsie, outre les lésions de la tuberculose, on constata celles du pneumothorax : présence d'une grande quantité d'air dans les plèvres, exsudat sero-purulent abondant, fausses membranes sur la séreuse. De plus, on put retrouver au niveau d'une cavernule l'endroit où la plèvre s'était déchirée. A un examen microscopique minutieux, l'exsudat ne laissa voir que des bâtonnets ayant tous sensiblement le même volume, et des tubes de gélatine roulés ne fournirent qu'une seule espèce de colonies. Quoique ces dernières présentassent la plupart des caractères du *Bacillus coli communis*, un examen plus approfondi était pourtant nécessaire pour établir leur identité d'une façon absolument certaine.

Nous fîmes donc des cultures sur divers milieux et nous pûmes nous convaincre que le bacille qui se trouvait à l'état de pureté dans l'exsudat pleurétique était bien le bacille commun de l'intestin.

1° *Cultures dans un milieu fortement sucré.* Comme ESCHERICH l'a reconnu dans son travail (1), le bacille commun décompose la glycose avec dégagement d'hydrogène et d'acide carbonique. C'est, d'après nous, une de ses fonctions les plus caractéristiques. Nous avons donc ensemencé plusieurs tubes (2) avec du bacille de l'intestin et d'autres avec celui retiré du pneumothorax et nous les avons portés dans la couveuse. Le lendemain tous étaient en fermentation et présentaient un dégagement de petites bulles gazeuses, formant à la surface du liquide une mousse fine. Des inoculations en tubes roulés faites avec les différentes cultures ne donnèrent qu'une seule espèce de colonies : le *Bacillus coli communis*.

(1) ESCHERICH : Die Darmbacterien des Säuglings.

(2) La composition du liquide est la suivante : Eau 100 gr., glycose 3 gr., peptones 3 gr., extrait de viande 0,5 gr.

2° *Cultures dans le lait.* Plusieurs tubes inoculés avec les deux bacilles présentèrent dans la couveuse des modifications identiques. Après vingt-quatre heures, le lait avait commencé à se prendre en une masse solide, et après deux jours, la coagulation était complète. Le caillot avait une apparence homogène, il s'était légèrement rétracté et présentait quelques fissures occupées par un liquide clair et quelques bulles de gaz. Tous les tubes exhalaient une odeur aigrelette de petit lait, et présentaient une réaction acide franche.

3° *Cultures sur pomme de terre.* Les deux bacilles s'y développèrent encore d'une façon identique et parallèle, sous la forme d'une couche, d'abord mince, puis plus épaisse, humide, s'étendant sur une grande surface, et prenant peu à peu une coloration brunâtre.

4° *Cultures sur gélatine.* Inoculés par piqûre, les deux organismes se présentèrent avec les caractères de la forme ordinaire du bacille commun (voir Escherich et Laruelle). Notons dans la profondeur de la gélatine le long de la piqûre et dans son voisinage, la formation de bulles gazeuses. Les cultures exhalaient en outre l'odeur caractéristique, fécaloïde, du bacille de l'intestin.

Sur plaque, la ressemblance fut également des plus satisfaisantes, aussi bien pour la rapidité du développement que pour l'aspect.

Afin de rendre l'identité encore plus évidente, nous avons fait sur le chien quelques injections dans le péritoine avec l'organisme retiré de l'exsudat pleurétique. Comme nous l'avons vu plus haut, le bacille de l'intestin ne produit d'accidents inflammatoires de cette séreuse que lorsqu'il est accompagné de produits irritants, tels que la bile.

Chien 1, pesant 4,300 gr. Injection dans le péritoine du produit de deux tubes inclinés de gélatine et de bile. Le lendemain, le chien est trouvé mort. A l'autopsie, on constate de l'injection du péritoine, des suffusions hémorrhagiques et des flocons de fibrine adhérents aux anses intestinales. Dans l'exsudat, très peu abondant, beaucoup de microbes, des globules rouges et des globules blancs. Trois tubes de gélatine roulés ne donnèrent que le *Bacillus coli* à l'état de pureté.

Chien 2, pesant 4 kilogr. Injection de deux tubes avec de la bile. Le chien est mort le lendemain. A l'autopsie, on constate les mêmes altérations que chez le précédent.

Chien 3, *témoin*, pesant 6 kilogr. Injection de bacilles dans l'eau salée. Tué par chloroformisation, 3 jours plus tard. Aucun signe de péritonite.

Les effets obtenus sur les chiens avec le bacille provenant du pneumothorax sont par conséquent les mêmes que ceux produits par le bacille de l'intestin.

Aux deux cas de péritonite par perforation de LARUELLE, il faut donc en ajouter deux autres : un cas d'abcès du ventre, survenu probablement aussi à la suite de perforation, et un cas de pneumothorax. La pénétration du bacille de l'intestin dans la cavité pleurale s'explique facilement si l'on se rappelle que cet organisme se rencontre déjà, à l'état normal, dans la partie supérieure du tube digestif et particulièrement dans la bouche.

Chez un nouveau-né de quelques jours, souffrant d'une diarrhée légère, sans fièvre et mort à l'improviste, WYSS(1) trouva à l'autopsie un gonflement de la rate, et dans l'intestin les signes d'un catarrhe aigu. Il fit des cultures avec la rate, le foie, les reins, les plaques de PEYER et les ganglions mésentériques, et il retira de tous ces organes un bâtonnet offrant la plus grande ressemblance avec le bacille de l'intestin, et peut-être identique avec lui.

Comme LARUELLE l'a déjà fait remarquer, ce bâtonnet trouvé par NETTER et MARTHA (2), dans un abcès du foie, compliqué d'endocardite, est peut-être aussi le *Bacillus coli communis*, et HUEPPE (3) l'a rencontré presque exclusivement dans les déjections d'un sujet atteint de choléra nostras. Il est possible que cet organisme joue un certain rôle dans les affections catarrhales de l'intestin, surtout chez les enfants, comme ESCHERICH et WYSS l'ont déjà fait ressortir. Cela est d'autant plus vraisemblable que les cultures injectées aux lapins, dans le péritoine, sous la peau ou dans le sang, provoquent chez eux une diarrhée souvent très abondante.

Nous devons à présent examiner les rapports du bacille commun de l'intestin avec un bacille pyogène, connu déjà comme tel depuis 1885, et qui présente avec lui beaucoup de rapports : le bacille pyogène fétide. Il fut découvert par PASSET(4) dans un abcès près de l'anus, et l'examen microscopique du pus aussi bien que les cultures démontrèrent qu'il s'y trouvait à l'état de pureté. KARLINSKI (5) le rencontra également :

---

(1) WYSS : Centralbl. f. Bakkt. und Parasiten 1889.

(2) NETTER et MARTHA : De l'endocardite végétante ulcéreuse dans les affections des voies biliaires; Arch de phys. norm. et path., 3me série, t. VIII.

(3) HUEPPE : Zur Ætiologie der Cholerine; Berl. klin. Woch., 1887.

(4) PASSET : Ueber Mikroorganismen der eiterigen Zellgewebsentzündung des Menschen; Fortschr. d. Med , B. 3, 1885.

(5) J. KARLINSKI : Statistischer Beitrag zur Kenntniss der Eiterunserreger bei Menschen und Thieren; Centralbl. f. Bakt. und Parasitenk., B. VII, 1890.

3 fois chez l'homme : 2 fois dans des abcès sous-cutanés de la face postérieure de la cuisse et une fois dans un abcès de la gencive en communication avec un abcès dentaire;

4 fois chez des mammifères : 2 fois dans des abcès situés sur le dos près de l'origine de la queue chez des moutons, et 2 fois dans des abcès du dos chez des lièvres;

10 fois chez différents oiseaux; les abcès observés chez ceux-ci avaient presque tous leur siège autour du bec ou au cou.

En somme, KARLINSKI trouva le bacille de PASSET 17 fois, et chaque fois à l'état de pureté. Quant au siège des abcès, remarquons qu'ils se sont formés presque toujours dans le voisinage du tube digestif : abcès de la bouche, de l'anus et de la face postérieure de la cuisse chez l'homme; abcès situés près de l'implantation de la queue chez les moutons; abcès du cou et du pourtour du bec chez les oiseaux. Il n'y a d'exception à cette règle que pour les 2 abcès de la région des reins observés chez les lièvres.

Nous nous sommes demandé, à cause de cette distribution, si le bacille pyogène fétide n'était pas identique au bacille commun de l'intestin, d'autant plus qu'il n'y a aucun des caractères décrits par PASSET qui ne convienne également à ce dernier, comme on peut le voir par l'exposé suivant.

1° *Petits bâtonnets* arrondis aux extrémités, souvent associés à 2 ou à plusieurs.

2° A l'intérieur souvent 1 *ou* 2 *points* qui ne se laissent pas colorer.

3° *Mouvements* spontanés lents.

4° *Cultures par piqûre dans la gélatine.* A la surface, après 24 heures, un voile mince, gris-blanchâtre, à bords irréguliers et plus épais que la partie centrale, et qui s'étend sur toute la surface. Le long de la piqûre, développement sous la forme d'une traînée d'abord délicate, puis plus marquée le long de laquelle apparaît une poussière de points, qui deviennent plus gros dans la suite et qui peuvent atteindre le volume d'une demi-tête d'épingle. Dans les cultures anciennes, la gélatine se trouble dans sa partie supérieure.

5° *Cultures sur plaque.* Après 24 heures, des points qui, à sa surface, forment des taches d'un blanc grisâtre et qui peuvent atteindre le volume d'une pièce de 20 pfennig. Leur milieu est plus épais et plus blanc que les bords plus minces et plus transparents.

6° *Cultures sur agar.* Même développement que sur la gélatine.

7° *Cultures sur sérum.* Gazonnées luisantes, bien développées et d'un brun clair.

Sur tous les milieux de culture, sauf sur le lait : *odeur de putréfaction.*

Il n'y a aucun de ces caractères qui ne convienne entièrement au bacille commun. Rien ne doit y être changé. Si nous examinons à présent l'action pathogène du bacille pyogène fétide, telle qu'elle est exposée par PASSET, nous y trouvons, si pas une concordance absolue, du moins la plus grande ressemblance avec celle du bacille commun. Nous laisserons de côté les résultats fournis par les souris, parce que le bacille commun n'a pas été expérimenté à notre connaissance sur ces animaux. Des autres animaux inoculés, un cobaye contracta, après une injection sous-cutanée du bacille pyogène fétide, un abcès; un autre mourut de septicémie, à la suite d'une injection dans la veine jugulaire.

Les injections faites à des lapins sous la peau, dans la plèvre, dans la trachée et dans la jugulaire ne donnèrent aucun résultat, sauf dans un cas où il se forma à l'endroit de l'opération (injection dans la jugulaire) un abcès, dont PASSET explique la présence par une altération des tissus et par une hémostasie incomplète, qui ont rendu le terrain favorable au développement du microbe.

Dans le but de nous procurer des bacilles pyogènes authentiques, nous nous sommes adressé à M. le Professeur FLÜGGE, qui a eu l'extrême obligeance de nous en envoyer une culture. Nous nous sommes adressé aussi à Mr le Dr KARLINSKI qui poussa la gracieuseté jusqu'à nous envoyer plusieurs cultures de ce bacille, provenant toutes d'abcès différents.

Par des cultures parallèles, nous avons pu nous assurer que le bacille commun et le bacille pyogène fétide présentent beaucoup d'analogie, sans pourtant former une seule et même espèce. Sur quelques milieux de culture le mode de développement est le même, sur d'autres, les différences sont seulement quantitatives, mais certains autres différencient nettement les deux microbes.

Nous commençons par ces derniers :

1° La propriété qui différencie le mieux le bacille commun du bacille pyogène est celle, que possède le premier, de *décomposer la glycose avec dégagement d'hydrogène et d'acide carbonique*, et qui fut découverte par ESCHERICH. Quand on ensemence un milieu neutre ou légèrement alcalin, composé d'eau, de glycose, d'extrait de viande et d'un peu de peptone avec le bacille de l'intestin, et qu'on porte le tout à la couveuse, le liquide se trouble et il s'établit une fermentation déjà perceptible peu

d'heures après. Celle-ci atteint son maximum environ 12 heures après l'ensemencement et se termine après 24 heures. La réaction du milieu est devenue alors franchement acide. Dans les tubes ensemencés avec le bacille pyogène fétide, on observe également un trouble, le papier de tournesol rougit vivement, mais il ne se dégage pas de bulles et on ne voit aucune mousse se former à la surface du liquide.

C'est là la différence la plus saillante qui existe entre les deux organismes, et qui permettra en cas de doute de décider sûrement de leur nature.

2° Une autre différence réside dans l'*odeur*. Elle est fétide chez l'un et l'autre, aussi mériteraient-ils tous deux, au même titre, l'épithète de *fœtidus*; mais elle présente cependant une nuance suffisamment différente pour permettre de distinguer sûrement les deux espèces par ce seul caractère : le bacille pyogène rappelle l'odeur de la putréfaction; l'autre, celle de matières fécales.

Viennent ensuite d'autres différences qui ne sont plus essentielles. Ce sont :

1° Le *volume* : le bacille pyogène est notablement plus long que le bacille de l'intestin.

2° Les caractères des *cultures sur gélatine*.

a) Piqures. Si on fait abstraction des bulles de gaz que le bacille de l'intestin forme le long de la piqûre ou dans son voisinage, les deux espèces de bacilles ne présentent que des différences en plus ou en moins. D'une façon générale on peut dire que l'enduit formé à la partie supérieure de la gélatine par le bacille pyogène est plus mince et plus transparent que les dessins, s'ils existent, sont plus fins, et enfin qu'il s'étend plus vite et plus loin que le bacille commun.

b) Plaques. Vu la grande diversité que les colonies du bacille commun présentent sur les plaques, ce mode de culture ne permet pas de différencier sûrement les deux microbes. Cependant le bacille pyogène a un développement plus lent et, lorsque ses colonies sont bien espacées, elles s'étalent de façon à prendre une forme régulièrement circulaire, tandis que les colonies du bacille commun présentant des bords irréguliers, souvent fortement découpés.

4° *Cultures sur agar*. En général enduit plus mince, comme sur la gélatine. De plus, absence de bulles pour le bacille pyogène.

5° *Cultures dans le lait*. Les changements présentés par le lait sont

les mêmes pour les deux bacilles. Après 24 heures de couveuse, le lait devient semi-liquide; après 48 heures, il forme une masse solide, ayant exprimé un peu de liquide transparent, qui paraît être un peu plus abondant dans les tubes ensemencés avec le bacille de l'intestin. Si on verse le contenu des tubes dans un vase plat, on ne perçoit qu'une odeur de petit lait et pas d'odeur fétide. La réaction est franchement acide.

6° *Cultures sur pomme de terre.* Dans le but d'opérer sur un terrain tout à fait identique, nous avons inoculé sur une moitié de chaque pomme de terre le bacille commun et sur l'autre moitié le bacille pyogène. Nous n'avons pas observé de différence ni pour la grandeur, ni pour l'épaisseur, ni pour l'étendue des cultures.

En résumé, le bacille de l'intestin et le bacille pyogène sont deux espèces différentes, quoique la description donnée par Passet du dernier eût fait supposer le contraire. Leur distinction se fonde surtout sur la façon dont ils se comportent vis-à-vis de la glycose : le premier la décompose avec formation d'hydrogène et d'acide carbonique, le second la décompose également mais sans dégagement de produits gazeux. Si ces deux organismes forment deux espèces suffisamment caractérisées, elles n'en sont pas moins très rapprochées, comme le démontrent leur mode de développement sur la gélatine, l'agar, le lait et les pommes de terre, et la nature de leur travail chimique : formation de produits volatils fétides et décomposition du sucre avec formation de produits très acides.

La mauvaise odeur développée par ces deux organismes n'est pas une condition sine qua non de leur vie et de leur multiplication, car elle n'est pas constante : ainsi elle ne survient pas dans le lait, comme Passet l'a déjà signalé pour le bacille pyogène; nous ne l'avons pas observé non plus dans le milieu riche en sucre dont la composition est donnée à la page 26. Supposant que la mauvaise odeur dépendait peut-être de la présence de la gélatine, nous avons fait des cultures dans ce dernier liquide gélatinisé et dans du lait gélatinisé, mais nous ne l'avons pas aperçue davantage, même après 8 jours de couveuse.

Avant de finir, insistons encore sur la nécessité de bien examiner les bâtonnets trouvés dans le pus, pour savoir s'ils ne sont pas identiques au *Bacillus coli communis* ou au *Bacillus pyogenes fœtidus*. Plusieurs organismes ont été décrits dans ces derniers temps qui pourraient bien n'être que l'un ou l'autre de ces bâtonnets, surtout le dernier.

Adenot (1), dans un cas de méningite, a isolé un bacille qui pour lui est celui de la fièvre typhoïde; mais, outre que les ensemencements sur pomme de terre ont donné des gazonnées assez épaisses et brunâtres, l'autopsie ne révéla aucune lésion du tube digestif; ce dernier était absolument indemne, et notamment, les plaques de Peyer n'étaient pas ulcérées. En outre, la rate ne présentait aucun gonflement. Tous les caractères attribués par Adenot à son bacille conviennent parfaitement au bacille fétide et au bacille de l'intestin, à tel point que l'auteur s'est demandé si ce n'était pas ce dernier qu'il avait sous la main. Il rejette cette hypothèse pour des raisons de détail qui ne nous paraissent pas du tout concluantes, d'autant plus qu'il ne paraît pas connaître suffisamment le bacille intestinal. En effet, il le considère comme distinct du *Bacillus neapolitanus*; or, comme Weisser(2) l'a démontré clairement, ces deux organismes sont identiques. Adenot établit également un diagnostic différentiel entre son bacille et le bacille de Naples, et, fait étrange, ce diagnostic est fondé sur d'autres caractères que celui du bacille de l'intestin, quoique, comme nous venons de le dire, ces deux microbes soient absolument les mêmes.

En 1887, Neumann et Schaeffer (3) isolèrent, dans un cas de méningite purulente, un bacille présentant également, d'après leur description, les caractères du bacille de l'intestin et du bacille fétide, mais comme ils n'observèrent aucun dégagement gazeux dans les tubes de gélatine renfermant 1 o/o de glycose ou de galactose, leur bacille doit plutôt être rapproché de ce dernier, s'il ne lui est pas identique.

CONCLUSIONS.

1° Nous avons trouvé le *Bacillus coli communis* à l'état de pureté et en grande abondance dans un vaste abcès du ventre, qui s'est développé avec les symptômes d'une péritonite, ainsi que dans l'exsudat d'un pneumothorax.

2° Cet organisme présente beaucoup d'analogies avec le *Bacillus pyogenes fœtidus*. Le moyen le plus sur de les distinguer est l'ensemencement dans un milieu renfermant de la glycose. Le premier y détermine un dégagement gazeux, le second pas.

(1) E. Adenot : Recherches bactériologiques sur un cas de méningite microbienne: Arch de méd. expér., 1889.

(2) Weisser : Ueber die Emmerichschen sogenannten Neapler Cholera Bacterien; Zeitschr. f. Hyg, B. I.

(3) H. Neumann und Schæffer : Zur Ætiologie der eiterigen Meningitis; Virch. Arch, B. CIX, 1887.

3° Certains organismes décrits comme espèces distinctes, ou non classées jusqu'ici, sont peut-être identiques avec le bacille de l'intestin ou le bacille fétide, et, à l'avenir, quand des ensemencements avec du pus fourniront des bâtonnets, il sera absolument nécessaire de s'enquérir soigneusement si le germe isolé ne peut pas être rattaché à l'une de ces deux espèces.

En terminant nous nous faisons un devoir de remercier Mr le Professeur J. Denys. C'est lui qui nous a suggéré l'idée de cc travail, et il n'a cessé de nous prodiguer les plus bienveillants conseils.

RECHERCHES

SUR

L'EXISTENCE DE LA TRYPSINE

DANS DIFFÉRENTS VISCÈRES.

PAR

H. DE MARBAIX & J. DENYS

ASSISTANT AU LABORATOIRE — PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE

A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

Travail du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale.

(*Mémoire déposé le* 1 *mai* 1890.)

RECHERCHES

SUR

L'EXISTENCE DE LA TRYPSINE (1).

Dans un travail qui a paru il y a deux ans dans les archives de Pflüger, Hoffmann (2) annonça que certains organes renfermaient, à l'état normal, de la trypsine provenant du suc pancréatique résorbé dans l'intestin. Il crut fournir la démonstration de sa thèse au moyen d'une méthode imaginée par Gehrig (3), et qui permettrait de déceler des quantités minimes de ce ferment.

Voici en quoi elle consiste. On coupe de la fibrine soigneusement lavée en tout petits morceaux, on les immerge pendant quarante-huit heures dans une solution alcoolique concentrée de rouge de Magdala, et on lave à l'eau jusqu'à ce que celle-ci n'extrait plus de matière colorante. Sous l'action de l'alcool, la fibrine se rétracte fortement, mais on lui rend sa turgescence primitive en la mettant dans une solution de carbonate de sodium à 1 o/o, dans laquelle on peut la conserver pour les usages ultérieurs. La fibrine ainsi préparée peut subir impunément une température de 38° pendant plusieurs jours, sans céder de matière colorante à la solution sodique dans laquelle elle est plongée. Mais si cette solution renferme des traces de trypsine, ou si la fibrine elle-même en est imprégnée, le liquide se colore plus ou moins en rouge.

Il est à noter pourtant que toutes les matières colorantes vendues sous le nom de rouge de Magdala ne possèdent pas la propriété de résister à l'action extractive du carbonate sodique; il y en a qui passent en solution, même en l'absence de tout ferment digestif. Il va de soi que pour la recherche de la trypsine, on doit absolument les rejeter.

(1) La plupart des expériences mentionnées dans ce travail ont été faites pendant le semestre d'hiver de l'année 1888-1889.

(2) H. Hoffmann : Ueber das Schicksal einiger Fermente im Organismus; Arch. f. d. ges. Physiol., B. XLII.

(3) Fr. Gehrig : Ueber Fermente im Harn; Arch. f. d. ges. Physiol, B. XXXVIII, 1886.

Le procédé que nous venons de décrire est appliqué par Hoffmann à ses recherches de la façon suivante : Les organes sont triturés avec soin et mis à macérer dans l'eau pendant deux heures. On filtre ensuite, et, dans la solution filtrée, on plonge un flocon coloré de fibrine. Celui-ci fixe la trypsine; on le retire après une heure, on le lave soigneusement et on le soumet à la digestion dans une solution de carbonate de sodium à 1 o/o, à la température du corps. Si la solution se teint en rouge, c'est un signe que l'organe renfermait de la trypsine; au contraire, si elle reste incolore, on doit conclure à son absence.

Cette méthode permettrait, d'après son auteur, non seulement de déceler dans les organes de petites quantités de trypsine; mais aussi de doser le ferment, et cela, d'après l'intensité avec laquelle la solution se colore : plus elle rougit, plus il y a de ferment. Si l'on veut faire une analyse quantitative exacte, on peut même construire une espèce d'échelle en colorant avec des quantités progressivement plus fortes de Magdala de l'eau contenue dans des tubes d'essai et qu'on peut conserver indéfiniment comme terme de comparaison pour toutes les recherches ultérieures.

Les expériences d'Hoffmann portèrent sur le sang, les poumons, les reins, la rate et le foie. Dans le sang, il ne parvint jamais à déceler de la trypsine; par contre, dans les organes que nous venons d'énumérer, il en trouva constamment, et en proportions relativement considérables, surtout dans le foie.

Chez un rat alimenté, le pouvoir digestif du pancréas étant représenté par 6, celui du foie devait l'être par 3, et celui de la rate par 1. Chez un autre, en inanition depuis 18 heures, le pouvoir digestif du foie ne fut pas trouvé supérieur à celui de la rate.

Chez un lapin nourri, il put exprimer les rapports du pouvoir digestif par les chiffres suivants :

Pancréas	6
Foie	3
Reins	2
Rate	2

Chez un lapin en inanition depuis 24 heures, il trouva :

Pancréas	6
Foie	2
Reins	1

S'il faut en croire HOFFMANN, le pouvoir digestif du foie pourrait donc égaler la moitié de celui du pancréas, et celui de la rate et des reins, le tiers. Ces chiffres ne peuvent qu'étonner tous ceux qui connaissent par expérience personnelle l'action dissolvante énergique du pancréas sur la fibrine; s'ils étaient vrais, ils seraient de nature à modifier profondément nos idées sur la répartition des ferments.

Nous avons déjà eu l'occasion de dire que, d'après HOFFMANN, le ferment trypsinique trouvé dans le foie, la rate et les reins n'est pas élaboré dans ces organes, mais qu'il provient de l'intestin et qu'il n'est autre que le ferment protéolytique du pancréas lui-même. C'est à cause de cette origine qu'il est surtout abondant dans le foie, qui reçoit, de première main, le sang revenant de l'intestin. Si, au lieu de traverser en premier lieu la glande hépatique, le sang passait par un autre viscère, c'est dans celui-ci qu'on rencontrerait le plus de trypsine. Pour le prouver, HOFFMANN fit l'expérience suivante : il injecta à un lapin, dans une veine jugulaire du cou, une certaine quantité d'extrait glycérique de pancréas, dilué dans trois volumes de la solution physiologique de sel de cuisine. Quelques minutes après, il tua l'animal et examina les différents organes et humeurs au point de vue de leur teneur en trypsine. Il ne trouva ce ferment ni dans le sang ni dans les urines, mais bien dans le foie, la rate, les reins et surtout dans le poumon; ce dernier organe en renfermait beaucoup, précisément parce qu'il avait reçu directement le sang venant des veines du cou. Les autres organes n'avaient pu emmagasiner que ce qui avait échappé à l'action absorbante des poumons.

Toujours d'après HOFFMANN, le pouvoir fixateur de certains viscères explique pourquoi, dans les conditions ordinaires, la trypsine ne paraît pas dans les urines, contrairement à l'assertion de GEHRIG. On ne peut l'y faire apparaître qu'en mettant l'organisme dans des conditions anormales, par exemple, en facilitant la résorption du ferment par la ligature du canal excréteur du pancréas. Si en même temps, on excite la sécrétion pancréatique par la pilocarpine, les urines se chargent de quantités extraordinairement fortes de ferment, à tel point que la fibrine, qu'on y a plongée pendant quelques temps, se dissout en totalité et avec rapidité dans la solution sodique.

Tels sont les résultats auxquels HOFFMANN est arrivé.

Nous avons répété ses expériences un grand nombre de fois, en nous servant de fibrine de bœuf, colorée par une solution aqueuse concentrée de Magdala, obtenue en versant dans de l'eau une solution alcoolique saturée de cette substance. Après coloration, la fibrine fut lavée à l'eau chloroformée,

pour empêcher tout développement de germes, et abandonnée pendant plusieurs jours dans la couveuse, également dans de l'eau chloroformée. Cette dernière opération avait pour but de soutirer à la fibrine une petite quantité de matière colorante, faiblement combinée et qui s'en dégageait, même dans l'eau pure, pendant les premiers jours qui suivirent la coloration. Ce temps passé, la fibrine cessait de colorer l'eau ou la solution sodique pure, et était devenue propre à l'usage auquel elle devait servir.

Pour la marche de l'opération elle-même, nous avons suivi exactement les indications de Hoffmann, à quelques détails près. La fibrine colorée demeura un certain temps dans les organes finement triturés et dilués au moyen d'eau; puis elle fut retirée, lavée et immergée dans 10 cc. d'eau carbonatée au centième.

D'après Hoffmann, la majeure partie de la trypsine, si pas la totalité, viendrait se fixer sur le flocon de fibrine pendant le temps que celui est mis en suspension dans l'eau. N'osant trop nous fier à cette absorption, nous avons, dans beaucoup de nos expériences, opéré non seulement à la manière de cet auteur, mais aussi avec l'émulsion elle-même, filtrée à travers du papier ou passée à travers un linge. Les quantités employées ont toujours été très faibles et n'ont pas dépassé 0,1 à 0,2 cc. Elles furent mesurées au moyen d'une pipette d'une contenance de 1 centimètre cube, et introduites directement dans 10 cc. de solution sodique renfermant un flocon de fibrine colorée. Comme le lecteur pourra s'en convaincre plus bas, nous avons obtenu ainsi des effets constamment plus marqués qu'en nous servant de flocons plongés dans les émulsions, rapidement lavés et introduits dans la solution sodique.

Le seul point sur lequel nous avons modifié sensiblement la marche suivie par Hoffmann, est l'emploi du chloroforme dans le but d'empêcher l'intervention d'organismes inférieurs.

D'après nos expériences antérieures (1), le chloroforme semble retarder quelque peu la dissolution de la fibrine par la trypsine. Est-ce par une action directe; ou bien seulement en empêchant le développement des microbes de la putréfaction? Nous ne saurions le dire. Le motif n'importe du reste guère. Même si l'on s'en tient à la première interprétation, c'est-à-dire à l'action ralentissante directe, ce petit inconvénient se trouve racheté largement;

(1) J. Denys et H. De Marbaix : Sur les peptonisations provoquées par le chloroforme et quelques autres substances; La Cellule, t. V, 1889.

E. Salkowski a trouvé que le chloroforme ralentit l'action de la pepsine et du « Labferment » (Zeitschr. f. klin. Med., B. XVII, 1889, p. 22).

car il permet de prolonger la digestion pendant plusieurs jours et même pendant des semaines. A ce point de vue, nos expériences présentent sur celles de HOFFMANN une supériorité dont la valeur n'échappera à personne.

Nos recherches ont porté sur le chien et sur le lapin, tués soit par une saignée carotidienne, afin d'éliminer la plus grande partie du sang, soit, dans un but opposé, par le chloroforme ou par un coup de marteau sur la tête.

Nous n'avons pas l'intention de rapporter ici toutes nos expériences avec la fibrine colorée au Magdala, nous nous contenterons d'en exposer une.

Expérience.

Chien de 10 kilogr., tué par strangulation. On prend 20 gr. de foie, autant de rate, autant de rein et autant de pancréas, et on les triture avec 40 cc. d'eau chloroformée. On plonge dans chaque émulsion un flocon de fibrine colorée d'égale grandeur et on l'y laisse pendant 2 heures. Passé ce temps, le flocon est retiré, lavé et plongé dans 5 cc. d'une solution chloroformée de carbonate de sodium à 1 o/o. En même temps nous portons 0,10 cc. de chaque émulsion dans autant d'autres tubes contenant 5 cc. d'eau carbonatée, du chloroforme et un flocon de fibrine colorée, mais qui n'a pas été en contact avec les organes triturés. En outre, nous faisons deux tubes avec le sang, et deux tubes témoins, c'est-à-dire des tubes où il n'y a que la fibrine colorée et du chloroforme.

Les résultats sont consignés dans le tableau suivant :

TABLEAU I.

		ÉTAT DE LA SOLUTION SODIQUE APRÈS	
		1 JOUR DE COUVEUSE	2 JOURS DE COUVEUSE
Tubes avec les flocons immergés.	Sang.	Incolore.	Incolore.
	Pancréas.	Incolore.	Teinte rose très faible.
	Foie.	Teinte rose à peine visible.	Id.
	Reins.	Incolore.	Incolore.
	Rate.	Incolore.	Incolore.
Tubes faits avec l'émulsion.	Sang.	La teinte jaune empêche tout jugement.	Impossible à juger.
	Pancréas.	Légère coloration rose.	Coloration rose franche.
	Foie.	Id.	Id.
	Reins.	Id.	Id.
	Rate.	Très légère coloration.	Coloration rose moins intense.
2 Tubes témoins.		Incolore.	Incolore.

Si nous examinons d'abord dans ce tableau ce qui a trait aux flocons plongés dans l'émulsion et lavés avant leur arrivée dans la solution carbonatée, nous trouvons, après le premier jour, qu'il n'y a eu de décoloration que dans le tube contenant la fibrine hépatique, et encore est-elle à peine perceptible; le second jour, elle est plus manifeste et elle s'observe au même degré dans le tube pancréatique.

Dans les tubes faits avec l'émulsion, la décoloration de la fibrine est générale et plus avancée; elle se montre déjà après un jour dans tous les tubes. Elle est moins avancée dans le tube splénique, que dans les tubes pancréatique, hépatique et rénal. Dans ces derniers, la teinte rose prise par la solution sodique présente la même intensité. Après quarante-huit heures, les solutions se sont foncées davantage, mais le tube splénique a gardé sa place à la queue.

Le lendemain, on fit avec les mêmes émulsions une nouvelle série de digestions exactement semblable à la précédente, et qui fournit les résultats suivants.

TABLEAU II.

		ÉTAT DE LA SOLUTION SODIQUE APRÈS 1 JOUR
Tubes avec les flocons.	Sang.	A peine colorée.
	Pancréas.	Rose; il y a désagrégation et dissolution partielles.
	Foie.	A peine colorée.
	Reins.	Faiblement colorée.
	Rate.	Id.
Tubes avec les émulsions.	Sang.	Impossible à décider à cause de la coloration jaune.
	Pancréas.	Rouge; désagrégation et dissolution partielle.
	Foie.	Faiblement colorée.
	Reins.	Rose.
	Rate.	Faiblement colorée.
2 Témoins.		Incolore.

Dans ce tableau, la fibrine est décolorée dès le premier jour, partout, sauf dans les deux tubes témoins; de plus, dans les tubes pancréatiques, il y a eu désagrégation et dissolution. Comme les digestions des tableaux I et II ont été faites avec les mêmes émulsions et dans des conditions identiques, il faut en conclure que, dans l'intervalle, la substance qui met le rouge de Magdala en liberté, a subi une augmentation. Nous avons constaté

le phénomène dans plusieurs autres expériences et il nous paraît incompatible avec l'assertion de HOFFMANN, d'après laquelle la décoloration serait due à de la trypsine reprise dans le tube intestinal. En effet, comment expliquer alors qu'un dixième de centimètre cube d'émulsion est plus actif après vingt-quatre heures que deux heures après qu'elle a été faite.

Dans les tubes du tableau I renfermant les flocons mis en contact, pendant deux heures, avec les organes triturés, la décoloration s'est opérée lentement, ou même ne s'est pas manifestée dans certains d'entre eux. Nous devons dire que c'est une exception; la décoloration est presque toujours manifeste dès le premier jour.

A part cette différence, toutes nos expériences avec le rouge de Magdala ne font que répéter celle que nous venons de rappeler en détail; c'est pourquoi nous nous bornerons à en fournir les conclusions.

1° Il est incontestable qu'en colorant de la fibrine avec du Magdala remplissant les conditions requises, on obtient un produit qui ne cède pas de matière colorante à l'eau carbonatée, additionnée ou non de chloroforme. On ne peut contester sur ce point les assertions de GEHRIG; si LEO dans ses premières expériences est arrivé à des résultats contradictoires, c'est qu'il a employé un Magdala de mauvaise qualité, comme il le reconnaît du reste lui-même.

2° Il est tout aussi bien établi que si l'on immerge dans de l'eau carbonatée des flocons de fibrine colorée ayant séjourné dans l'extrait aqueux de certains viscères, l'eau se colore avec plus ou moins d'intensité.

Cette coloration se produit surtout avec la fibrine pancréatique. Quand on opère avec un pancréas de 24 heures, la solution prend une teinte rouge foncée, et la quantité de ferment fixée peut être tellement considérable que le flocon se désagrège, et même se dissout complétement.

Pour les autres viscères, les effets sont moins marqués, la solution carbonatée se colore moins vivement; elle ne devient pas rouge, elle reste dans la nuance rose. De plus, dans nos opérations sur les flocons immergés, nous n'avons jamais observé de dissolution; une fois seulement, nous avons obtenu une désagrégation. Nous ne pouvons par conséquent admettre, avec HOFFMANN, que le pouvoir digestif du foie, des reins et de la rate est considérable et qu'il peut égaler la moitié de celui du pancréas, nous entendons d'un pancréas qui n'est plus absolument frais, mais qui provient d'un animal mort depuis plusieurs heures.

3° Nous venons de comparer le pancréas au foie, aux reins et à la rate. Pour apprécier plus tard à sa juste valeur la méthode au Magdala, nous devons à présent dire un mot de ces trois derniers organes comparés entre eux. Le foie et le rein se placent sur la même ligne; l'un colore quelquefois la solution plus que l'autre, et vice-versà; mais bien souvent aussi les nuances sont égales, de sorte que, pris en gros, les résultats obtenus assignent à ces deux viscères une valeur égale. Quant à la rate, elle fournit toujours une coloration plus faible; la différence n'est pas grande, cependant nous prions le lecteur d'en tenir bonne note pour la suite.

Les digestions faites avec des flocons qui ont séjourné dans les extraits aqueux du foie, des reins ou de la rate, ne présentent ni désagrégation ni dissolution de la fibrine, comme celles faites avec le pancréas. Il en est généralement de même pour les digestions faites avec l'extrait lui-même; pourtant dans deux cas nous avons vu le flocon se désagréger, sans disparaître toutefois.

Dans l'un de ces cas, nous avions ajouté à nos tubes contenant 5 cc. de solution carbonatée et un fragment de fibrine colorée, 0,10 cc. d'une émulsion de foie et de rein de chien, préparée six heures auparavant. Après deux jours de couveuse, la solution s'était colorée en rose, mais la fibrine était intacte; mais, le lendemain, elle présentait manifestement un commencement de désagrégation. Avec les mêmes émulsions, nous fîmes, après trois jours, de nouveaux tubes. Dans le tube hépatique, il y eut désagrégation, non plus après trois jours, mais après un jour de couveuse; le tube rénal, au contraire, ne donna plus qu'une décoloration.

Dans le second cas il s'agit encore d'un chien. Un dixième de centimètre cube d'une émulsion filtrée, préparée avec 10 gr. de foie dans 20 cc. d'eau chloroformée et abandonnée à elle-même pendant plusieurs heures produisit la désagrégation du flocon après un jour, et même un commencement de dissolution. Mais répétons-le ce sont des exceptions.

Dans les tubes faits en même temps que les précédents avec les émulsions de la rate, nous ne vîmes jamais la fibrine tomber en morceaux. A ce point de vue, cet organe se montre encore inférieur au foie et aux reins.

Les expériences de Hoffmann, corroborées par les nôtres, établissent donc que la fibrine colorée au Magdala et plongée dans une émulsion de viscères, se décolore quand elle arrive dans une solution de carbonate au

centième. De plus, grâce à l'emploi du chloroforme qui permet de prolonger la digestion, nous avons pu observer non seulement la décoloration du flocon, mais aussi sa désagrégation et même sa dissolution. Le fait est indéniable, mais quelle est sa signification? Est-il bien un critérium absolument sûr d'une *peptonisation* de la fibrine? GEHRIG en doute si peu qu'il ne se pose pas même la question. HOFFMANN, sentant peut-être combien la méthode manquait de base, a fait quelques recherches pour s'assurer directement de la production des peptones. » J'ai souvent, dit-il, employé la réaction du biuret pour constater la présence des peptones et je les ai également précipités par l'iodure double de mercure et de potassium. Comme contrôle, j'ai étendu les mêmes recherches aux organes bouillis, naturellement toujours avec un résultat négatif (1). «

Voilà dans tout le travail d'HOFFMANN, le seul passage où il est question de la détermination des peptones. Le point est néanmoins d'une importance capitale, car sur lui repose toute la valeur des recherches consignées dans son mémoire. Nous manquons même absolument de tout détail sur la façon dont les réactions ont été obtenues. Est-ce avec les flocons ou avec les organes eux-mêmes? Toutes les précautions nécessaires pour précipiter complétement les albumines ont-elles été prises? Nous l'ignorons. Cependant la question est assez importante pour être examinée en détail, et l'on pardonnerait difficilement, même à un chimiste éprouvé, de ne pas avoir indiqué, au moins en quelques mots, la méthode qu'il a suivie.

N'osant nous fier aux assertions de HOFFMANN touchant l'existence des peptones, nous avons entrepris de la vérifier avec des méthodes plus sûres. Les organes, triturés avec deux fois leur poids d'eau, furent additionnés de chloroforme et portés dans la couveuse pour un temps variable (de un à plusieurs jours). Dans la plupart des cas, nous ajoutâmes 1 o/o de carbonate sodique, soit immédiatement après la trituration, soit quelques heures plus tard, soit le lendemain. Quant à la recherche des peptones, elle fut faite par la méthode de HOFFMEISTER, contrôlée elle-même plusieurs fois au moyen de celle de KÜHNE au sulfate d'ammoniaque. Certains organes, comme le rein, la rate et surtout le foie, fournissent des extraits colorés en jaune, ce qui exige certaines précautions pour la réaction du biuret, car, si elle est faible, elle risque de passer inaperçue. La meilleure façon de la faire apparaître, à notre avis, est de faire tomber doucement, sans agiter,

(1) H. HOFFMANN : Loc. cit., p. 165.

une ou deux gouttes de sulfate de cuivre dans la solution mélangée préalablement de soude caustique. Grâce à sa légéreté spécifique, la solution cuivrique s'étale à la surface et y forme un anneau bleu. En l'absence de peptones, l'anneau conserve sa coloration; dans le cas contraire, on voit apparaître à sa partie inférieure, soit immédiatement, soit seulement après quelques instants, un anneau rose ou violet, suivant la richesse en peptones. En procédant de cette façon, il est possible de reconnaître même des traces de ces corps.

En outre, la réaction du biuret étant très sensible et permettant de reconnaître des traces de peptones, nous l'avons appliquée à nos extraits, non seulement après concentration en un très petit volume, mais aussi avant l'évaporation et pendant celle-ci, c'est-à-dire quand leur coloration jaune propre était encore très faible et incapable de masquer la coloration rose ou violette produite par le sulfate de cuivre.

Il est évident que nos analyses ne peuvent avoir de valeur que si les organes, mis à digérer, ne renferment pas de peptones au moment de la mort. Dans le cas contraire, elles devraient tout au moins renseigner une augmentation. Mais, heureusement, nous n'avons pas à nous préoccuper beaucoup de cette dernière alternative. D'après HOFMEISTER (1), on ne rencontre de peptones, parmi les organes qui nous intéressent, que dans le pancréas et dans la rate. Dans ces derniers organes, elles ne sont pas constantes, car il ne les a trouvées que cinq fois sur neuf dans le pancréas et quatre fois sur dix dans la rate. Dans le foie, les reins, les poumons, le muscle cardiaque et les ganglions mésentériques, il ne put réussir à les déceler. Si l'on admet avec HOFMEISTER que les peptones trouvées dans la rate proviennent du sang et avec KÜHNE que celles du pancréas tirent leur origine du suc contenu dans la glande, on arrive à la conclusion qu'aucun des organes énumérés plus haut ne renferme, à proprement parler, de peptones. Pour notre part, nous avons répété une fois les analyses de HOFMEISTER sur le foie, les reins et le pancréas d'un chien qui venait d'être tué, et nos résultats concordent avec ceux acquis par le physiologiste allemand, en ce sens que nous n'avons trouvé de peptones dans aucun de ces organes. NEUMEISTER(2), par une autre méthode, celle au sulfate d'ammoniaque, est arrivé aux mêmes résultats pour le foie.

---

(1) FR. HOFMEISTER : Ueber die Verbreitung des Peptons im Thierkörper; Zeitschr. f. phys. Chem., B. VI, 1882.

(2) R. NEUMEISTER : Ueber die Einführung der Albumosen und Peptone in den Organismus; Zeitschr. f. Biol., B. XXIV, 1888.

Disons de suite que les résultats obtenus ne correspondent nullement à ceux fournis par la méthode au Magdala. En effet, si par la trypsine la décoloration de la fibrine était due à une peptonisation, nous devions nous attendre à trouver des peptones dans nos émulsions de foie, de rein et de rate et surtout dans celles des deux premiers organes, car elles exercent sur la fibrine colorée une action plus puissante que celle de la rate. Cette présomption était d'autant plus légitime que nous opérions souvent sur des masses considérables et que, grâce aux propriétés antiseptiques du chloroforme, nous avions pu opérer sur des produits abandonnés à la digestion non pas pendant quelques heures, mais pendant plusieurs jours. Malgré ces immenses avantages, nous n'avons jamais trouvé de peptones dans le foie ; le rein nous a donné une fois une réaction douteuse ; par contre, la rate a donné constamment la réaction d'une façon indubitable.

Voici quelques unes de nos expériences :

TABLEAU III.

Organes de chien, triturés et chloroformés immédiatement après la mort, additionnés de 1 o/o de carbonate de sodium six heures plus tard, portés dans la couveuse et analysés après un jour.

ORGANES	QUANTITÉ EMPLOYÉE	RÉACTION DU BIURET
Foie.	150 gr.	Réaction absolument négative.
Reins.	35 gr.	Id.
Rate.	12 gr.	Réaction nette, assez forte. Après concentration, coloration rose intense.
Pancréas.	12 gr.	Réaction très intense. Après précipitation par l'acide phosphowolframmique : réaction faible.

TABLEAU IV.

Organes de chien, triturés et chloroformés de suite après la mort, portés à la couveuse, additionnés de carbonate le lendemain et analysés après plusieurs jours.

ORGANES	QUANTITÉ	SÉJOUR DANS LA COUVEUSE	RÉACTION DU BIURET
Foie.	165 gr.	5 jours.	Réaction négative.
Reins.	30 gr.	4 jours.	Réaction nég., aussi bien avant qu'après concentration.
Rate.	12 gr.	3 jours.	Réaction faible, après concentration assez forte.
Pancréas.	12 gr.	3 jours.	Réaction intense.

TABLEAU V.

Organes traités comme ceux du tableau précédent, analysés après 3 jours.

ORGANES	QUANTITÉ	RÉACTION DU BIURET
Rate.	9 gr.	Réaction faible.
Ganglions mésentériques.	7 gr.	» très faible.
Cerveau.	55 gr.	» négative.
Sang.	13 cc.	Réaction forte, équivalente à celle donnée par une solution de peptones à 1/2 o/o.

TABLEAU VI.

Ce tableau se distingue des précédents en ce que les organes, au lieu d'avoir été triturés avec deux volumes d'eau, l'ont été avec deux volumes de *sang bouilli* additionné préalablement de son volume d'eau et filtré après l'ébullition. En nous servant de sang bouilli, nous avions pour but de maintenir les organes dans un milieu très favorable à la digestion chloroformique. De plus les organes ne furent pas additionnés de carbonate, mais seulement de chloroforme et analysés après quatre jours de couveuse.

ORGANES	QUANTITÉ	RÉACTION DU BIURET
Foie.	25 gr.	Réaction négative.
Rein.	25 gr.	» douteuse
Rate.	25 gr.	» faible.
Ganglions mésentériques.	10 gr.	» »
Poumons.	25 gr.	» »

Le tableau suivant résume ces expériences.

Avec	3	foies,	la réaction fut	positive	0	fois,	négative 3 fois.
»	3	reins,	»	2	»	douteuse	1 »
»	4	rates,	»	4	»	négative	0 »
»	2	pancréas,	»	2	»	»	0 »
»	2	gangl. mésent	»	2	»	»	0 »
»	1	cerveau,	»	0	»	»	1 »
»	1	poumon,	»	1	»	»	0 »

Par conséquent, le foie et le cerveau ne donnent lieu à aucune formation appréciable de peptones, même après une digestion prolongée pendant plusieurs jours. Les résultats obtenues avec le foie concordent avec ceux annoncés dernièrement par E. Salkowski à propos des dédoublements qui se passent dans les tissus conservés dans l'eau chloroformée, et sur lesquelles nous reviendrons plus loin. Cet auteur ne put pas plus que nous déceler des peptones; par contre, il trouva le fait intéressant qu'il s'était formé de la leucine et de la tyrosine. Ce point n'a pas fait l'objet de recherches de notre part. Les reins ne nous ont donné qu'une fois une réaction douteuse. Au contraire la rate, les ganglions mésentériques et le poumon fournissent chaque fois une réaction, assez forte pour le premier de ces organes, notablement plus faible pour les seconds.

Nous sommes donc bien loin des résultats obtenus par Hoffmann; d'après cet auteur, le foie et les reins renfermeraient de la trypsine en quantité notable.

Tout au plus pourrait-on nous objecter que ces organes ne renferment pas de produits attaquables par le ferment pancréatique, entre autres pas de fibrine, substance avec laquelle Hoffmann institua ses expériences. Mais cet argument ne peut tenir. En effet, nous nous sommes assurés directement, en ajoutant au foie et au rein quelques gouttes d'extrait glycérique du pancréas, que ces organes donnent, après un jour ou deux de couveuse, la réaction du biuret d'une manière très nette.

A côté des organes qui ont fourni une réaction négative, d'autres ont donné avec le sulfate de cuivre la coloration des peptones. Ce sont la rate, les ganglions mésentériques et le poumon. Faut-il en conclure que ces organes renferment de la trypsine? Nullement. Car, ne l'oublions pas, nos digestions ont été faites sous l'égide du chloroforme, et celui-ci, avec le sang, donne des peptones, comme nous l'avons démontré ailleurs.

Nous ne doutons pas que les peptones se soient réellement formées sous l'influence du chloroforme; voici pourquoi :

1° On ne trouve pas de peptones dans les rates abandonnées à la température de la chambre pendant un jour ou deux. Or il nous semble, que si elles renfermaient de la trypsine, même en très petite quantité, on devrait obtenir la réaction du biuret, faible à la vérité, mais positive, surtout après avoir concentré l'extrait à un petit volume.

2° Un autre genre de preuves est fourni par les digestions sans chloroforme.

Si l'on porte à la couveuse une moitié de rate ou un poumon triturés avec deux volumes d'eau renfermant un 1/2 o/o de carbonate de sodium, mais pas de chloroforme, il ne s'y produit pas de peptones. Dans ces digestions, l'addition du carbonate a pour but de renforcer la capacité digestive du milieu, et de rendre éventuellement les effets de la trypsine encore plus manifestes.

Par contre, l'autre moitié de rate ou l'autre poumon, triturés avec le même volume d'eau non carbonatée mais chloroformée, fournissent des peptones.

Voici une de ces expériences. Elle fut faite avec une rate et les poumons d'un chien. Afin d'éviter jusqu'à un certain degré la pullulation des germes dans les tubes non chloroformés, l'eau et le sable servant à émulsionner les organes furent préalablement stérilisés. Les tubes séjournèrent pendant 6 heures à la couveuse; ce temps est suffisant pour permettre au chloroforme d'exercer son action digestive, et d'un autre côté, il est trop court pour que la putréfaction trouble les recherches. A l'examen microscopique, les tubes non chloroformés montrèrent bien quelques bâtonnets, mais leur nombre était trop petit pour pouvoir exercer quelque influence sur les résultats. Les analyses furent faites en saturant l'émulsion par le sulfate ammonique. Or la moitié de la rate et le poumon digérés en présence du chloroforme, donnèrent une réaction nette de biuret, tandis que, dans les autres, il y eut absence complète de réaction.

Nous devons donc considérer les peptones formés aux dépens de la rate et du poumon comme produites, non par un ferment pancréatique, mais par le chloroforme.

3° Nous avons établi dans notre première publication, que la digestion chloroformique et la digestion trypsinique se distinguent nettement par la façon dont elles sont influencées par le carbonate sodique. La première est enrayée par la présence de 1 o/o de ce sel, la seconde au contraire se continue parfaitement dans ces conditions et supporte même une dose double de carbonate. Appliquons ces données à la rate.

Deux rates de veau, encore chaudes, sont divisées chacune en 3 parts égales, et chaque part de l'une est réunie à une part de l'autre. Nous avons ainsi 3 parts doubles, A, B et C.

La part A est jetée immédiatement dans l'eau bouillante, triturée et traitée par la méthode d'Hofmeister. La réaction du biuret, essayée à divers degrés de concentration, et finalement avec le liquide réduit à un petit volume, est absolument négative.

La part B fut triturée, additionnée d'eau et de chloroforme, et portée à la couveuse. Analysée après 3 jours, elle donna une réaction rose avec le sulfate de cuivre et la soude caustique.

Enfin la part C fut traitée exactement comme la précédente, sauf qu'elle fut additionnée de carbonate de sodium à raison de 1 o/o. L'analyse, faite après 3 jours, donna une réaction négative.

Le carbonate de sodium avait donc empêché complétement la peptonisation.

L'expérience suivante fut faite avec une rate de porc.

TABLEAU VII.

Un fragment de rate de porc est divisé en 4 parts de 10 gr. chacune. Celles-ci sont triturées séparément avec 20 cc. d'eau, 3 sont carbonatées dans les proportions indiquées plus bas, et toutes sont additionnées de chloroforme. L'analyse a lieu après 4 jours de couveuse avec l'extrait ramené à 10 cc.

	QUANTITÉ DE SOL. CARBON. A 10 o/o	PROPORTION DE CARBONATE	RÉACTION DU BIURET
Portion A.	0	0	Réaction positive.
» B.	1 cc.	0,33 o/o	Trace de réaction,
» C.	2 cc.	0,66 o/o	Réaction négative.
» D.	3 cc.	1 o/o	»

Il a donc suffi dans cette dernière expérience de la présence de 0,66 o/o de carbonate pour enrayer toute digestion.

L'expérience suivante est conduite de la même façon, avec la différence que deux tubes ont été additionnés de 0,10 d'extrait glycérique de pancréas. Elle sert à démontrer que la rate renferme des principes aptes à être peptonisés par la trypsine. Les tubes ont séjourné pendant 2 jours dans la couveuse.

TABLEAU VIII.

Tube témoin : émulsion de rate dans 2 parties d'eau chloroformée.	Réaction faible.
Tube carbonaté à 1/2 o/o.	Réaction excessivement faible.
» 1 o/o.	Pas de réaction.
Tube carb. à 1/2 o/o + 0,10 d'extrait pancr.	Bonne réaction.
» 1 o/o + 0,10 »	»

Ces diverses digestions ne laissent place à aucun doute. Elles démontrent à toute évidence que la peptonisation qui s'établit dans les rates triturées et conservées dans l'eau chloroformée n'est pas due à un ferment contenu dans la rate, à savoir la trypsine ou une zymase analogue; car elle est suspendue complétement par la présence du carbonate de sodium à 1 o/o, tandis que dans un milieu identique, la digestion trypsinique est rendue plus rapide. Déjà à une concentration de 1/2 o/o, le carbonate exerce sur la digestion dans l'eau chloroformée une action inhibitrice des plus manifestes; par contre nous avons trouvé (1) que la trypsine peut, au moins dans certains milieux, dédoubler les albumines dans les solutions renfermant 2 o/o de ce sel.

REMARQUES GÉNÉRALES.

Il nous semble utile de résumer ici brièvement les résultats acquis par l'ensemble de nos recherches sur ce que nous avons appelé *la digestion chloroformique*, et qui sont consignés dans ce mémoire ainsi que dans les deux précédents. Cette récapitulation est justifiée non seulement parce que nos divers travaux se rattachent à un même sujet, mais aussi parce qu'ils se complètent mutuellement. Dans son travail sur les dédoublements qui surviennent dans la levûre et dans certains tissus conservés dans l'eau chloroformée, Salkowski, admettant que le chloroforme ne joue aucun rôle actif, choisit pour désigner ces phénomènes le mot *autodigestion*. Dans les dédoublements que nous avons étudiés, ce corps jouant un rôle actif, le mot de digestion nous semble mieux choisi.

Si l'on recueille du sang de chien, de chat, de lapin et de porc avec toutes les précautions antiseptiques nécessaires pour éviter l'introduction de tout germe, et qu'on le laisse séjourner quelques jours dans la couveuse à la température du corps, on ne peut y déceler la moindre trace de peptone; mais si l'on ajoute au sang certaines substances, telles que le chloroforme, l'analyse en fait découvrir de notables quantités.

Le sang a donc été le siége d'un dédoublement d'albumines, en tout semblable à celui qui a lieu sous l'influence de la pepsine ou de la trypsine, en un mot: il a été le siége d'une digestion. Ce phénomène est beaucoup plus facile à suivre lorsque, au lieu de sang, on emploie du sérum et de la fibrine. On voit alors cette dernière, bien entendu en présence du chloroforme, se

(1) Sur les peptonisations provoquées par le chloroforme, etc., p. 239.

désagréger, se séparer en tout petits fragments, et se dissoudre en laissant un résidu insignifiant, analogue à celui que l'on obtient dans les digestions au moyen des sucs animaux. La fibrine de lapin exige environ vingt-quatre heures pour se dissoudre; mais celles du chien, du chat et de l'homme ne demandent que quelques heures. La fibrine de chien, que nous avons spécialement étudiée, disparaît dans le sérum du même animal en moyenne endéans les trois heures, quelquefois plus vite (deux heures), d'autrefois plus lentement (quatre heures). La fibrine du chat et celle de l'homme semblent se comporter comme celle du chien, à en juger d'après les quelques expériences que nous avons faites. Quant à la quantité de fibrine susceptible de se dissoudre, elle est considérable; une partie de sérum chloroformé digère facilement la moitié de son poids de fibrine. A la vérité, nous n'avons pas essayé avec des proportions plus fortes, mais il n'est pas douteux pour nous que la digestion s'opérerait encore. Quant à la durée nécessaire pour achever la dissolution, elle paraît indépendante des quantités mises en présence; c'est ainsi que dix centimètres cubes de sérum attaquent aussi rapidement un petit flocon que cinq grammes de fibrine.

Les produits qui résultent du dédoublement de la fibrine paraissent être entièrement semblables à ceux que l'on obtient dans la digestion pancréatique. Ce sont des globulines précipitables par le sulfate de sodium, de la peptone, de la leucine et de la tyrosine. Nous n'avons pas cherché s'il se forme également de l'ammoniaque.

Nous avons établi en outre qu'il ne suffit pas, pour que la digestion chloroformique se produise, de réunir de l'eau, de la fibrine et du chloroforme, il faut en outre certaines conditions de milieu, absolument indispensables.

1° La réaction joue un rôle capital. Elle doit être ou neutre, ou faiblement alcaline ou très faiblement acide. L'addition d'un demi pour cent de carbonate de sodium fait languir la digestion, et la présence d'un pour cent de ce sel la paralyse complétement. Quant aux acides, ils sont bien plus nuisibles encore, car il suffit d'une trace d'acide acétique ou d'acide chlorhydrique libre pour rendre le phénomène impossible.

2° La présence d'une certaine proportion de sels est toute aussi importante. Dans l'eau distillée chloroformée, la fibrine ne subit pas le moindre changement, même après des semaines de couveuse; par contre, dans du sérum ou du sang dépouillé presque complétement de son albumine, elle se dissout facilement et presque aussi rapidement que dans le sérum lui-

même. Il n'est pourtant pas nécesssaire de recourir à un mélange salin aussi complexe; il suffit d'un seul sel neutre, tel que le chlorure ou l'acétate de sodium, en concentration convenable, pour arriver au même but, quoique avec plus de lenteur.

Parmi les substances qui provoquent la digestion, nous trouvons des corps très éloignés au point de vue de leur nature chimique. Les uns appartiennent à la série grasse : ce sont le chloroforme, l'éther, l'alcool; d'autres à la série aromatique : ce sont l'acide phénique et le thymol; et, parmi les corps se rangeant dans une même classe, nous en trouvons également de très dissemblables, à preuve le chloroforme et l'alcool. Tous ces agents n'agissent qu'à un état de concentration déterminée; en proportion trop faible, ils sont impuissants, et dans les limites où leur action est possible, ils présentent une concentration optimale, en déçà et au délà de laquelle leur pouvoir va en s'affaiblissant. Un autre point, qui nous semble intéressant, c'est qu'ils sont tous des coagulants des albumines.

Quel que soit le facteur qui entre en jeu, que ce soit un ferment ou un corps plus simple, il représente, vu la rapidité avec laquelle la fibrine se dissout, une force d'une certaine puissance. Nous savons sûrement que le phénomène n'est pas dû à la putréfaction, les proportions de chloroforme, de phénol, etc., excluant toute possibilité d'une végétation microbienne. De plus, en nous servant des diverses méthodes permettant de reconnaître la présence d'organismes inférieurs, nous avons établi leur absence d'une façon péremptoire. En même temps, nous avons démontré que si l'on supprime le chloroforme et qu'on abandonne le sérum à la putréfaction, la fibrine exige pour se dissoudre un temps beaucoup plus considérable. Sa disparition ne s'opère qu'au moment où une forte odeur et un trouble intense indiquent une pullulation excessive de germes; elle est alors l'effet de ces derniers, et n'a aucun rapport avec celle qui se produit dans un milieu complétement aseptique.

A cause des produits formés et des conditions exigées par la digestion chloroformique, on peut songer comme agent actif à la trypsine, mais cette hypothèse doit être abandonnée. Sans chloroforme ou substances similaires, la fibrine demeure intacte; par contre, les extraits pancréatiques développent leur action indépendamment de ces substances et paraissent même gênés par leur présence. De plus, la digestion trypsinique, comme nous l'avons établi, peut encore se faire en présence de 2 o/o de carbonate, et nous venons de rappeler que déjà 1 o/o de ce sel rendait la digestion chloroformique complétement impossible.

Peut-être pourrait-on invoquer non plus la trypsine, mais sa substance mère : la protrypsine. Il faudrait admettre alors que celle-ci serait absorbée directement dans la glande par le sang, et passerait ainsi dans la circulation; mais outre que cette hypothèse est toute gratuite, on ne voit pas pourquoi dans le sang abandonné à lui-même et soustrait à l'action des germes ubiquitaires, la protrypsine ne se transformerait pas en ferment actif, tout comme elle le fait dans le pancréas après la mort. Dans cette supposition, le sang devrait devenir milieu peptonisant sans addition d'aucune substance étrangère; mais nous avons vu qu'après une semaine de couveuse, il ne renferme pas plus de peptones qu'au sortir des vaisseaux, c'est-à-dire une quantité nulle. On peut encore objecter à cette hypothèse, que le chloroforme, comme nous l'avons prouvé, n'exerce aucune action accélératrice sur la transformation de la protrypsine en trypsine quand on le fait agir sur une émulsion de la glande pancréatique; on ne voit pas pourquoi il jouirait de cette influence sur la protrypsine renfermée dans le sang, alors qu'il est sans action sur celle contenue dans le pancréas.

L'intervention d'un ferment pancréatique, trypsine ou protrypsine, doit donc être rejetée au même titre que celle des organismes inférieurs. Il ne reste plus à présent que deux hypothèses possibles : celle d'une action directe du chloroforme, et celle d'une action indirecte par l'intermédiaire d'un ferment auquel il donnerait naissance.

La seconde hypothèse est incontestablement la plus séduisante. En effet la digestion chloroformique présente, avec les processus dûs à des ferments, la plus grande analogie; comme eux, elle dépend de la réaction du milieu et elle est influencée puissamment par les sels neutres. L'analogie est encore plus frappante avec la digestion trypsinique, les produits formés étant les mêmes. De plus, cette hypothèse cadre beaucoup mieux avec les idées courantes sur les conditions dans lesquelles la fibrine se dissout; on peut, il est vrai, la dédoubler par l'action de hautes températures et d'agents chimiques puissants, mais notre esprit se régimbe à admettre que certaines substances, pour ainsi dire indifférentes, arrivent au même résultat à la température de 38° et même à des températures inférieures.

Si l'on rejette l'interprétation d'une action directe du chloroforme, il faut admettre que le rôle de celui-ci consiste à modifier certaines substances albuminoïdes, de façon a leur conférer des propriétés zymatiques. Une de ces substances est certainement contenue dans la fibrine elle-même, car, introduite après un lavage soigné dans de l'eau salée physiologique chloro-

formée, elle s'y dissout. Dans un milieu de cette nature, la substance albuminoïde ne peut évidemment être fournie que par la fibrine elle-même. Cette provenance n'en exclut pas d'autres, et il est certain, toujours dans la même hypothèse, que le sérum lui-même renferme des corps capables d'être rendus actifs par le chloroforme, car il peptonise les globules rouges après qu'on a éloigné toute la fibrine. Pour rechercher si un dédoublement est dû à un ferment, on met à profit la propriété présentée par les zymases de perdre tout pouvoir quand on les chauffe pendant quelque temps à une température voisine de 60° à 70°. Nous nous sommes demandés si, en appliquant ce principe à la digestion chloroformique, nous ne pourrions pas trancher la question de sa nature intime. Dans ce but, nous avons chauffé de la fibrine de chien à des températures de 60° à 62° pendant dix à vingt minutes, et nous l'avons ensuite immergée dans de l'eau salée chloroformée. Elle n'y a éprouvé aucune modification, ce qui semblait bien indiquer que la dissolution était amenée par un ferment; mais en plongeant la même fibrine dans du sérum chloroformé, elle ne s'y est pas modifiée davantage. Or, nous savons que le ferment, s'il existe, se rencontre dans le sérum. La chaleur rend la fibrine réfractaire à la digestion chloroformique. Nous avons espéré un moment que des essais avec le sang défibriné donneraient de meilleurs résultats; mais, chauffé à 60°, il devient, comme la fibrine, réfractaire à la peptonisation. Le procédé habituel pour rechercher si une opération chimique est le résultat d'un ferment, ne peut donc nous donner la solution que nous cherchons.

Nous avons alors imaginé un autre moyen, fondé sur le point d'ébullition très bas de l'éther sulfurique. Si l'hypothèse d'une action indirecte sur la fibrine doit être admise, il faut que le sérum conserve son pouvoir digestif après que l'éther a été chassé. Nous avons saturé du sérum avec de l'éther, et nous l'avons porté à la couveuse pour plusieurs heures, afin de permettre au ferment de se former. Nous avons versé ensuite le sérum dans un vase à fond large, de façon à ce qu'il n'y formât qu'une mince couche, et nous avons laissé l'éther s'évaporer. Généralement nous chauffions vers 40°, afin de favoriser sa volatilisation. Quand le liquide avait perdu toute odeur d'éther, nous y plongions un flocon de fibrine, et nous le reportions dans le thermostat. Dans certains cas, nous avons vu ce flocon disparaître sans phénomènes de putréfaction, mais dans d'autres, il est resté intacte jusqu'au moment où le développement des germes avait transformé le milieu en une véritable culture. Les résultats, par conséquent, n'ont pas été con-

cordants, ce qui tient peut-être à la difficulté d'expulser tout l'éther; mais les expériences négatives ont dans le cas présent beaucoup plus de valeur que les positives, et elles nous paraissent suffisantes pour ne pas faire rejeter l'hypothèse d'une action directe du chloroforme et des substances similaires.

Parmi les corps capables d'être dédoublés dans les milieux chloroformés, nous avons mentionné, outre la fibrine, les globules rouges. En effet du sang, défibriné par le battage et passé à travers un linge fin, fournit encore de la peptone en quantité considérable. Dans une expérience où nous avons dosé cette substance par la méthode colorimétrique, nous avons trouvé qu'il s'était formé après deux jours de couveuse 5 o/o de peptones. Par contre, si au lieu de se servir de sang défibriné, on opère avec du sérum pur, on n'obtient aucune réaction avec la potasse caustique et le sulfate de cuivre. Ce fait nous indique que les principes qui fournissent la peptone ne se trouvent pas dans le sérum, mais dans les éléments formés du sang, globules rouges et globules blancs. Nous ne saurions dire avec certitude si ces derniers contribuent pour une part à la formation des peptones; en tous cas, cette part doit être bien minime, nous dirons même négligeable, car la pulpe des ganglions lymphatiques, mise à digérer dans du sérum chloroformé, ne fournit qu'une réaction excessivement faible, qui peut très bien provenir, non des leucocytes eux-mêmes, mais des globules rouges renfermés dans les vaisseaux, ou emprisonnés dans les mailles des sinus lymphatiques. On sait en effet que ces derniers renferment toujours plus ou moins de globules rouges, et que ceux-ci sont souvent tellement nombreux qu'ils communiquent à la substance médullaire des ganglions une coloration rose. Quoi qu'il en soit, la majeure partie des peptones, les neuf dixièmes au moins, dérive certainement des hématies, et la substance qui y subit la peptonisation est l'hémoglobine, comme on le démontre facilement en soumettant à la digestion chloroformique de l'hémoglobine cristalisée et pure. La quantité de peptones obtenue de cette façon est pourtant comparativement plus faible que celle obtenue avec le sang défibriné lui-même. On dirait que l'hémoglobine est plus difficilement attaquée après avoir subi la cristallisation.

A part la fibrine et l'hémoglobine, nous n'avons pas trouvé d'autres substances albuminoïdes que l'on pût considérer avec certitude comme se laissant peptoniser par le chloroforme, du moins durant le laps de temps pendant lequel nous les avons observées.

Nous avons déjà rappelé plus haut que les albumines du sérum sont tout-à-fait réfractaires. Sont également rébelles : la substance du foie, celle du cerveau et celle du rein. Ce dernier organe nous a donné une fois une réaction douteuse, mais, dans les autres analyses, la réaction du biuret a fait défaut. L'absence complète de réaction, même après forte concentration et après digestion dans du sang bouilli, nous a étonné beaucoup, car, même chez les animaux saignés, ces organes devaient renfermer une certaine quantité de sang et partant de matières peptonisables. Peut-être leur digestion est-elle entravée par la présence d'autres corps, comme celle de la fibrine de chien l'est, par exemple, dans le sérum de bœuf.

D'autres organes nous ont donné des peptones : ce sont les ganglions lymphatiques et la rate. La réaction fournie par les premiers est très faible, on pourrait dire insignifiante, et, comme nous l'avons dit plus haut, elle s'explique très bien par le sang qu'on trouve constamment dans les sinus des ganglions, surtout des ganglions mésentériques sur lesquels notre examen a porté. Quant à la réaction obtenue avec la rate, elle est notablement supérieure en intensité à celle donnée par les ganglions, tout en étant encore bien inférieure à celle du sang défibriné. La quantité de sang renfermée dans la pulpe de ce viscère suffit amplement pour rendre compte de l'intensité de la réaction, sans qu'il faille recourir à une digestion du tissu propre de la rate. Comme la structure de la rate est au fond identique à celle des ganglions lymphatiques (1), et que ces derniers ne paraissent pas fournir de peptones, notre supposition ne fait que gagner en certitude.

Les tissus et les substances que nous avons examinés, peuvent donc se classer en deux catégories : la première comprenant les substances qui se laissent attaquer avec une grande facilité : ce sont la fibrine et l'hémoglobine, la seconde comprenant les substances réfractaires : ce sont les albumines du sérum, le foie, le cerveau, le rein, et très probablement les ganglions mésentériques et le rate. Cette classification fournit également une distinction entre la digestion chloroformique et la digestion trypsinique, le ferment protéolytique du pancréas attaquant tous les organes de la deuxième catégorie, comme on le démontre facilement en ajoutant à leur émulsion quelques gouttes d'extrait glycérique du pancréas.

La première est par conséquent beaucoup plus élective.

---

(1) J. Denys : Note préliminaire sur la structure de la rate; Bull. de l'Acad. de méd., 1888.

Dans ses recherches sur les phénomènes chimiques qui se passent dans la levûre, le foie et les muscles conservés pendant 2 à 3 jours dans la couveuse à la température du corps, E. Salkowski est arrivé à des résultats très intéressants. Il a trouvé qu'il s'y produit des dédoublements nombreux. Ainsi, tandis que la levûre, le foie et les muscles ne renferment à l'état frais aucune trace de corps xanthiniques directement précipitables de leur solution ammoniacale par le nitrate d'argent ammoniacal, ils en fournissent de grandes quantités après avoir séjourné dans le thermostat pendant 60 à 70 heures. En outre le foie présente une augmentation de l'acide phosphorique dissous, qu'on ne peut expliquer par une décomposition de la nucléine; cet acide doit donc dériver d'autres substances renfermant du phosphore, par exemple de la lécithine ou de la jécorine de Drechsel. Enfin, la quantité d'azote dissous augmente dans de fortes proportions; elle est due en partie à la formation de leucine et de tyrosine.

En résumé, si nous laissons de côté quelques autres modifications de moindre intérêt pour notre sujet, les recherches de Salkowski prouvent que les organes conservés dans l'eau chloroformée sont le siège de trois dédoublements principaux :

Le premier concernant les corps xanthiniques.

Le second, certains corps phosphorés et encore mal déterminés.

Le troisième, les substances albuminoïdes (formation de leucine et de tyrosine).

Dans aucune de ses expériences, Salkowski ne réussit à découvrir des peptones, pas même des traces.

Comment ces dédoublements se produisent-ils?

D'après le chimiste allemand, le chloroforme serait étranger à ces transformations; son rôle se bornerait uniquement à empêcher le développement des germes de la putréfaction, et les dédoublements seraient provoqués par des ferments dérivant des organes eux-mêmes. Ces ferments existeraient déjà pendant la vie, et y produiraient les mêmes modifications chimiques qu'après la mort, seulement leur action serait masquée, soit parce que le courant circulatoire entraîne constamment les produits formés, soit parce que, dans les cellules vivantes, ceux-ci sont oxydés ou décomposés ultérieurement. Dans les tissus morts, ces produits s'accumulent et ne subissent pas de nouvelles transformations. En un mot les phénomènes qui se passent dans l'eau chloroformée ne sont que la continuation de processus zymatiques vitaux normaux, et le chloroforme n'intervient que pour les protéger contre toute immixion étrangère.

Ce qui prouve bien, toujours d'après Salkowski, que les dédoublements observés sont sous la dépendance de zymases, c'est que si l'on fait séjourner dans de l'eau chloroformée les mêmes tissus préalablement stérilisés pendant une heure et demie dans un courant de vapeur d'eau, ou simplement bouillis pendant quelques instants, les décompositions ne s'opèrent plus, la chaleur ayant détruit toutes les zymases.

Nous ne voulons aucunement contester les chiffres obtenus par Salkowski dans ses analyses, mais nous ne pouvons admettre qu'il a fourni la preuve que les phénomènes décrits par lui sont sous la dépendance de ferments.

En voici les raisons :

1° Les tissus soumis à la température de l'ébullition, ou même à des températures inférieures, peuvent subir des modifications intimes, à la suite desquelles ils se comportent autrement vis-à-vis des agents chimiques. Dans nos recherches sur la digestion chloroformique, nous avons rencontré dans la fibrine et dans les hématies deux exemples de ce fait. Toutes deux sont peptonisées facilement quand elles sont mises en présence du chloroforme, mais il suffit de les chauffer pendant quelque temps à une température voisine de 60° pour les rendre réfractaires. Or il se *pourrait* que les substances, qui, dans les expériences de Salkowski, fournissent les corps xanthiniques, l'acide phosphorique, la leucine et la tyrosine fussent dans le même cas. Dans cette hypothèse, l'absence de dédoublements ne tiendrait pas à l'absence de ferments, mais à une modification intime survenue par le chauffage.

2° Le chimiste de Berlin présuppose que le chloroforme ne peut jouer dans le phénomène aucun rôle actif. Notre communication faite au Congrès des physiologistes à Bâle, et qui établit péremptoirement le contraire, lui aura certainement échappé. Nous savons que le chloroforme, soit directement, soit indirectement, provoque le dédoublement de certaines substances albuminoïdes, telles que la fibrine et l'hémoglobine. Ne pourrait-il pas non plus jouer le même rôle dans les observations de Salkowski? Nous ne voulons pas l'affirmer, mais aussi longtemps que le contraire n'est pas démontré, cette interprétation ne peut être rejetée de parti pris.

Pour trancher la question, il faudrait non pas comparer des organes conservés dans l'eau chloroformée sans avoir été chauffés avec les mêmes organes préalablement soumis à la température de l'ébullition, mais avec les organes conservés dans l'eau pure, sans avoir été soumis à aucun chauffage préalable. Ce point constitue malheureusement une lacune dans le travail de Salkowski.

Nous avons vu que la dissolution de la fibrine de chien dans l'eau ne peut se faire sans le concours d'une réaction déterminée et d'une certaine quantité de sels neutres. Réaction et sels sont des adjuvants indispensables, mais nous avons aussi mentionné des agents qui paralysent l'action du chloroforme, même quand ces conditions se trouvent réalisées. Nous avons en effet trouvé que la fibrine de chien, qui se dissout complétement dans le sérum de chien endéans trois heures, demeure intacte pendant des jours entiers dans le sérum de bœuf, de cheval et de mouton. Même après une semaine de thermostat, c'est-à-dire après un temps 56 fois plus long, elle ne présente pas encore la moindre désagrégation. De même du sang de chien défibriné, mêlé avec une forte proportion de sang de veau, ne fournit plus de peptones, même après trois jours de couveuse. Ce singulier phénomène ne peut être mis, ni sur le compte d'une réaction contraire, ni sur celui d'une composition saline défavorable, car on peut modifier le milieu à ces deux points de vue dans une large mesure sans contrarier la digestion. Par contre, il suffit d'éliminer la plus grande partie des substances albuminoïdes par l'ébullition, pour voir la fibrine se dissoudre. On doit en conclure, ce nous semble, que ce sont ces dernières qui par leur présence empêchent le chloroforme d'exercer son action peptonisante. Mais comment agissent-elles?

Est-ce parce qu'elles s'emparent du chloroforme et neutralisent son action? Ce n'est pas admissible, car nous avons toujours pris soin de laisser au fond de nos tubes un excès de cette substance.

La cause de ce phénomène réside évidemment ailleurs; malheureusement nous ne connaissons pas assez le mécanisme intime des fermentations et processus analogues, pour pouvoir donner la raison de ce fait curieux. L'hypothèse, d'après laquelle les vibrations, communiquées aux molécules par les ferments, seraient la cause immédiate de leur scission, nous paraît pouvoir en fournir la meilleure explication. Dans cet ordre d'idées, on conçoit que les ébranlements émis par le chloroforme ou par le ferment auquel il donne naissance, soient modifiés, dans le cas présent nous dirons, altérés, et qu'ils perdent tout pouvoir désorganisateur soit sur la fibrine, soit sur l'hémoglobine.

Quoi qu'il en soit, cette inhibition exercée par les solutions concentrées d'albumine nous paraît digne d'intérêt. Elle établit d'abord qu'un dédoublement zymatique peut ne pas se produire, tous les facteurs étant présents. En second lieu, les humeurs de l'organisme étant riches en albumines, on peut se demander si ces dernières n'exercent pas quelque influence sur les

réactions qui s'y passent, et dont beaucoup sont certainement sous la dépendance de ferments. Si cette hypothèse se vérifiait, les albumines ne serviraient pas uniquement à la nutrition, mais elles régleraient aussi l'économie cellulaire intime, et par leur présence seule, présideraient dans une certaine mesure à l'assimilation et à la désassimilation.

Faisons une dernière remarque concernant la résistance variable opposée par la fibrine à l'action du chloroforme, suivant qu'elle provient de telle ou de telle espèce animale. Déjà les auteurs, qui ont écrit sur la digestion de la fibrine, ont mentionné le fait incidemment. Dans son étude sur la dissolution de la fibrine dans les solutions sanguines, LIMBOURG (1) a remarqué que la fibrine de bœuf, contrairement à celle du porc, ne convient pas à ce genre d'expériences; mais nulle part, nous semble-t-il, cette différence n'éclate aussi clairement que dans la digestion chloroformique. Tandis que certaines fibrines se dissolvent au bout de peu d'heures dans le sérum de chien, d'autres n'y présentent de changement qu'après 24 heures, et même davantage. Le tableau XIII de » Nos nouvelles recherches sur la digestion chloroformique « est surtout intéressant à ce point de vue. Dans cette expérience, le chiffre de 5 heures renseigné pour la fibrine de chien, est évidemment trop fort; il indique seulement l'état de la digestion à notre première visite, mais il n'est pas douteux que si nous avions examiné nos tubes après 3 heures, nous eussions trouvé la fibrine déjà dissoute. En admettant ce dernier chiffre, nous trouvons que la fibrine de porc, encore intacte après 5 heures, est dissoute après 19 heures. Puis vient la fibrine de cheval, dissoute après 26 heures, et enfin celle de veau, encore inattaquée quand celle de porc a complétement disparu, et qui ne s'est dissoute qu'après 31 heures. Comme le milieu est identique, le sérum provenant du même chien et la quantité de chloroforme étant la même, le retard présenté par certaines fibrines ne peut s'expliquer que par une différence d'agrégation physique ou de constitution chimique.

(1) PH. LIMBOURG : Ueber Lösung und Fällung von Eiweisskörpern durch Salze; Zeitschr. f. phys. Chem., B. XIII, 1889.

LA SUBÉRINE

ET

LES CELLULES DU LIÈGE

PAR

Eugène GILSON

(*Mémoire déposé le* 15 *juin* 1890.)

A MESSIEURS LES PROFESSEURS

F. A. Flückiger

ET

J. B. Carnoy.

Hommage respectueux et reconnaissant de l'auteur
aux deux savants maîtres qui l'ont guidé dans les recherches
chimiques et micrographiques dont ces pages sont le fruit.

Eugène GILSON.

LA SUBÉRINE ET LES CELLULES DU LIÈGE

INTRODUCTION.

Subérine, dans l'esprit des différents auteurs, signifie substance qui donne au tissu subéreux ou liège ses propriétés particulières : sur ce point tous sont d'accord. Mais si l'on recherche dans leurs travaux les caractères chimiques qu'ils assignent à cette substance spéciale, on est étonné du manque de concordance qui règne entre leurs définitions. C'est ainsi que Chevreul donne le nom de subérine à la partie du liège qui ne se dissout ni dans l'eau ni dans l'alcool; Döpping, à la partie insoluble dans l'eau, l'acide chlorhydrique, l'alcool et l'éther; Höhnel, à la partie du liège qui est enlevée par la potasse caustique; — et c'est avec raison, car c'est bien là le corps qui donne au liège ses propriétés particulières.

Cette remarque fournit l'explication des divergences plus grandes encore, que l'on constate entre ces auteurs, au sujet de la nature chimique de la subérine. Les uns pensent que c'est de la cellulose impure; les autres, que c'est une modification physique de la cellulose; d'autres enfin y voient un corps chimique déterminé qui, mélangé à la cellulose, forme les membranes des cellules subéreuses. Pour Höhnel, la subérine est une graisse se saponifiant par l'action de la potasse caustique; Kügler est du même avis; mais comme les graisses sont très solubles dans l'éther, le chloroforme, etc., et que la subérine est insoluble dans ces dissolvants, Kügler émet l'hypothèse que, dans la lamelle de subérine, les molécules de graisse et de cellulose sont interposées de telle façon que les molécules de cellulose empêchent le contact de la graisse et du dissolvant.

Nous discuterons cette opinion plus loin. Pour le moment, nous nous bornerons à constater que, malgré le grand nombre de chimistes et de micrographes qui depuis plus d'un siècle ont étudié la question, on ne sait pas encore d'une façon positive ce que c'est que la subérine; ses éléments constitutifs même sont incomplétement connus.

Après avoir résumé succinctement les travaux de nos devanciers, nous exposerons les principaux résultats des recherches chimiques et micrographiques que nous avons faites à l'Institut pharmaceutique de l'Université de Strasbourg, et à l'Institut cytologique de l'Université de Louvain, où Messieurs les professeurs F. A. Flückiger et J. B. Carnoy nous ont fait un accueil dont nous ne saurions assez les remercier.

Nous devons aussi des remerciements à Monsieur Gerock, assistant à l'Institut pharmaceutique de Strasbourg, pour les bons conseils qu'il nous a donnés au cours de nos travaux.

APERÇU HISTORIQUE.

Le premier travail connu sur la composition chimique du liège est celui de Brugnatelli(1)(1787). Ce chimiste fit d'abord incinérer une certaine quantité de liège, et remarqua que la proportion de cendre obtenue était très faible.

Il soumit ensuite le liège à la distillation sèche et à l'action des acides sulfurique et chlorhydrique à chaud, mais sans obtenir de résultats intéressants.

Le seul fait important signalé dans ce mémoire est la découverte d'un corps nouveau, que l'auteur obtint par l'action de l'acide nitrique fumant sur le liège rapé, et qu'il nomma acide subérique.

Pour Brugnatelli, le liège est une combinaison de l'acide subérique avec une substance combustible, le phlogiston, et un peu de terre (oxydes alcalino-terreux).

En 1797, Bouillon la Grange (2), voulant s'assurer si l'acide découvert par Brugnatelli n'était pas de l'acide oxalique, reprit les expériences de ce chimiste. Par l'action de l'acide nitrique fumant sur le liège, il obtint un acide en tout semblable à celui qu'avait obtenu Brugnatelli.

---

(1) Brugnatelli : Elementi di chimica; tome II, p. 106; Traduction allemande. Crell's Annalen; Band I.

(2) Bouillon la Grange : Annales de chimie. Série I, tome XXIII, 1797.

L'auteur établit, par l'étude des propriétés physiques et chimiques de l'acide subérique, que ce corps n'était analogue à aucun des acides organiques connus jusqu'alors.

A l'encontre de Brugnatelli, Bouillon la Grange affirme catégoriquement que l'acide subérique n'existe pas comme tel dans le liège, mais qu'il se forme par l'action de l'acide nitrique sur cette substance.

Fourcroy (1801) (1) donne quelques nouvelles indications sur l'acide subérique, qu'il a obtenu comme Brugnatelli par l'action de l'acide nitrique sur le liège.

L'auteur a fait des essais sur l'épiderme de plusieurs arbres, et a remarqué des analogies avec le corps épidermoïdal du chêne, qui fournit le véritable liège. Il propose de nommer *suber* la matière végétale analogue au liège qui recouvre tous les tissus végétaux et qui en forme l'épiderme. » Le liège proprement dit ne paraît être que cette matière plus épaissie, plus condensée, plus accumulée. «

Dans un premier mémoire publié en 1807, Chevreul (2) expose le résultat de ses recherches concernant l'action de l'acide nitrique sur le liège. Il résulte de ses travaux que l'acide subérique, qui se forme dans ce cas, est bien un acide particulier.

L'auteur conclut en disant qu'il y a un grand rapport entre l'acide subérique et l'acide sébacique obtenu par Thénard.

Dans un second mémoire (1815), Chevreul (3) indique d'abord un nouveau procédé d'analyse des substances végétales et, comme exemple, il donne l'analyse du liège ordinaire. Par l'eau bouillante, sous pression, le liège lui a fourni 14,25 o/o d'un extrait contenant : une matière colorante rouge et une jaune, un acide inconnu, de l'acide gallique, une substance astringente, une substance azotée, une substance soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool, enfin des combinaisons de fer, de calcium, de magnésium. Dans le liquide distillé il a retrouvé un peu d'acide acétique. Après cette extraction par l'eau, l'auteur traita le liège par l'alcool, et dans l'extrait obtenu par évaporation de ce liquide, il trouva : 1° un corps cristallisant en fines aiguilles blanches, qu'il nomma cérine ; 2° un corps résineux jaune, rougissant le tournesol.

(1) Fourcroy : Système des connaissances chimiques, tome VIII, 1801.

(2) Chevreul : De l'action de l'acide nitrique sur le liège. Annales de chimie, Série I, tome 96, 1807.

(3) Chevreul : Mémoire sur le moyen d'analyser plusieurs matières végétales et le liège en particulier. Annales de chimie, Série I, tome 96.

Le liège extrait par l'eau et par l'alcool est ensuite traité par l'acide nitrique, ce qui fournit à l'auteur 11 o/o d'un produit insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, et 1 o/o d'un produit insoluble dans l'eau et l'alcool.

La partie qui s'était dissoute dans l'eau contenait 22 o/o d'acide subérique et 7 o/o d'acide oxalique.

Chevreul conclut de ses recherches « qu'on doit considérer le liège comme un tissu cellulaire dont les cavités contiennent des matières astringentes, colorantes et résineuses ou huileuses. »

Il donne le nom de *subérine* à la partie du liège qui ne se dissout ni dans l'eau ni dans l'alcool.

Bussy (1822) reprit cette étude à la suite d'une note envoyée à la rédaction du Journal de pharmacie par Macker, de Namur, dans laquelle l'auteur émettait l'avis que l'acide, dit subérique, pourrait bien n'être que de l'acide oxalique, en se basant sur ce qu'il avait obtenu ce dernier acide par l'action de l'acide nitrique sur le liège. Il trouva, comme Chevreul du reste, que par l'action de l'acide nitrique sur le liège on obtenait les acides subérique et oxalique.

A partir de cette date, la formation de l'acide subérique par l'action de l'acide nitrique sur le liège ne fut plus mise en doute.

Dans la première partie d'un mémoire publié en 1836, Boussingault(1) étudie l'acide subérique. Il constate que les résultats de ses analyses élémentaires concordent avec ceux de Bussy. Il a préparé ensuite l'éther éthylique, et analysé les produits qui se forment par la distillation sèche de cet acide avec la chaux.

Dans la deuxième partie de ce travail, l'auteur étudie le liège. En extrayant ce tissu par l'éther, il obtint un corps cristallisant en petites aiguilles blanches, la cérine de Chevreul, il lui donne pour formule $C_{52}H_{20}O$.

Le premier il observa le fait important, que la subérine de Chevreul se dissout en partie dans les solutions alcalines et que le liquide ainsi obtenu, additionné d'un acide, fournit un précipité brun qui, étant lui-même traité par l'acide nitrique, engendre l'acide subérique.

Ce chimiste considère la partie de la subérine de Chevreul, qui ne s'est pas dissoute dans les alcalis, comme du ligneux souillé d'un peu de résine. Il lui paraît vraisemblable que c'est le produit soluble dans les alcalis qui donne lieu à la formation d'acide subérique, lorsqu'on traite le liège par l'acide nitrique.

(1) Boussingault : Journal de chimie médicale, de pharmacie, etc. Série II, tome II. 1836.

Döpping (1) (1843) en extrayant le liège soit par l'alcool, soit par l'éther, obtient la cérine.

Il lui assigne pour formule $C_{25}H_{20}O_3$.

Sous l'action de la potasse, cette prétendue cérine se dissout partiellement. Traitée par l'acide nitrique, elle fournit un corps cireux, un acide que l'auteur nomme acide cérinique. Cet acide est insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool et l'éther. Sa composition centésimale permet de le représenter par la formule $C_{42}H_{34}O_3$.

Le liège extrait par l'alcool fournissant encore de l'acide cérinique par le traitement à l'acide nitrique, l'auteur en conclut que l'alcool n'avait pas enlevé toute la cérine.

Döpping donne le nom de cellulose de liège à la partie de ce tissu qui subsiste après le traitement par l'acide nitrique et lui donne pour formule $C_6H_{10}O_5$.

Il appelle subérine la partie du liège qui est insoluble dans l'eau, l'acide chlorhydrique, l'alcool, l'éther. L'analyse élémentaire de ce produit lui a fourni les résultats suivants :

C	67,80
H	8,70
O	21,20
N	2,30

En 1850, Mitscherlich (2) signale la difficulté d'obtenir du liège pur. Il constate que cette substance résiste longtemps à l'action de l'acide sulfurique, mais qu'elle est rapidement attaquée par le chlore ou tout autre oxydant. Par l'action de l'acide nitrique il obtint une série d'acides, parmi lesquels les acides subérique et succinique.

Le liège de la pomme de terre et la cuticule de l'*Aloe lingua* lui ont fourni les mêmes acides, mais en proportions différentes.

Le liège du *Quercus suber* lui a fourni 39,67 o/o d'acides, tandis que le liège de la pomme de terre, traité de la même façon, ne lui a fourni que 6,2 o/o des mêmes acides.

Siewert (3) (1867) extrait le liège par l'alcool et obtient 10 o/o d'extrait. Après ce traitement, l'éther, la benzine, le chloroforme n'enlèvent plus que des traces de substance; c'est le chloroforme qui en enlève le plus, 0,1 o/o.

(1) Döpping : Chemische Untersuchungen der Rinde der Korkeiche. Annalen der Chemie und Pharmacie, Band 45, 1843.

(2) Mitscherlich : Ueber die Zusammensetzung der Wand der Pflanzenzelle. Annalen der Chemie und Pharmacie, Band 75, 1850.

(3) Siewert : Zur Kenntniss der Korksubstanz. Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, Band 30, 1867.

Dans l'extrait alcoolique, ce chimiste a trouvé :

1° Cérine cristallisée, 1,75 o/o;

2° Acides gras non cristallisés, 2,50 o/o;

3° Substance non cristallisable, semblable à la graisse, 2,25 o/o;

4° Tannins solubles dans l'eau, 2,50 o/o;

5° Substances précipitées par refroidissement de la solution des tannins, 1 o/o.

L'auteur considère la cérine comme homologue de l'alcool phénylique, et propose de la nommer alcool phellylique.

Il lui donne pour formule $C_{17}H_{28}O$.

Siewert pense que l'acide gras cristallisé appartient à la série acrylique et le nomme acide décacrylique. Il représente sa composition par la formule $C_{10}H_{18}O_2$.

Cet acide fond à 86°; il est soluble dans la potasse caustique; quoique très difficilement. Quant à la substance semblable à la graisse, l'auteur propose de la désigner sous le nom d'eulysine. Cette substance fond vers 150°; il lui assigne la formule $C_{24}H_{38}O_3$.

Payen (1) (1868) fait successivement agir sur le liège de la pomme de terre de l'acide chlorhydrique à 4 o/o pendant huit jours, de l'acide acétique à 20 o/o pendant dix jours, ensuite le même acide, mais plus concentré, pendant sept jours. Il lave alors le résidu, puis le traite par une solution de potasse caustique à 10 o/o, à une température de 30° à 70°, pendant vingt-cinq jours, en changeant cinq fois le liquide. Il lave le produit à l'eau distillée et le traite par l'acide acétique à 8 o/o, à la température de 20° à 25°, pendant cinq jours. Après un nouveau lavage à l'eau et à l'alcool, il obtient de la cellulose pure, complétement soluble dans le réactif de Schweitzer.

Payen conclut du fait qu'il suffit de traiter le liège par des agents chimiques relativement faibles pour obtenir de la cellulose pure, qu'il n'existe pas de substance propre au liège qui infiltrerait la cellulose, mais seulement des graisses, des sels et des substances azotées qui imprégnent simplement la cellulose, en lui donnant les propriétés spéciales du liège.

Fr. von Höhnel (2) (1877) fait au microscope une étude comparée du liège d'un grand nombre de plantes différentes.

D'après ce micrographe, la membrane des cellules subéreuses se compose, à peu d'exceptions près, de cinq lamelles :

---

(1) Payen : Comptes-rendus, 1re série, 1868.

(2) Fr. Von Höhnel : Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsberichte der Kais. Academie der Wissenschaften, Abtheilung I, Band LXX,VI, 1877.

1° Une lamelle commune aux deux cellules, qu'il nomme lamelle moyenne « Mittellamelle ». Cette partie de la membrane est constituée de cellulose fortement lignifiée;

2° Deux lamelles de subérine, une de chaque côté de la « Mittellamelle »;

3° Deux lamelles de cellulose constituant la partie la plus intérieure de la membrane des cellules.

D'après l'auteur, la subérine est une substance déterminée aussi bien que la cellulose et la lignine, et bien caractérisée microscopiquement par sa façon de se conduire en présence de la potasse et de l'acide nitrique.

La lamelle de subérine contient, outre la substance de ce nom, de la cellulose.

Fr.von Höhnel conserve à l'acide obtenu par l'action de l'acide nitrique sur le liège, le nom d'acide cérinique, nom donné par Döpping, tout en faisant remarquer qu'il n'y a aucun rapport entre la petite quantité de cérine contenue dans le liège, et la grande quantité d'acides obtenus par l'action de l'acide nitrique sur ce tissu. Döpping a donc fait erreur en admettant que cet acide se formait aux dépens de la cérine.

Le liège, extrait par l'alcool, a fourni à von Höhnel 53,7 o/o d'acide cérinique, et le liège non extrait par l'alcool 43 o/o.

L'auteur entre ensuite dans de longues considérations, d'où il conclut : que la subérine doit contenir environ 74 o/o de carbone, 10 o/o d'hydrogène et 16 o/o d'oxygène; il croit pouvoir classer cette substance entre la cellulose et les cires végétales. Sous l'influence de la potasse, elle subit une saponification.

Notons encore que von Höhnel a retrouvé de la cire dans le liège du *Salix*.

Frémy et Urbain (1) (1882) étudient le squelette des végétaux au point de vue chimique. Pour eux, les corps principaux qui constituent ce squelette, sont :

1° La pectose et ses dérivés;

2° Les substances cellulosiques sous leurs différents états isomériques;

3° La cutose;

4° La vasculose.

La pectose se dissout dans les carbonates alcalins.

La cellulose se dissout immédiatement dans le réactif ammoniaco-cuivrique.

(1) Fremy et Urbain : Études chimiques sur le squelette des végétaux Journal de pharmacie et de chimie, 5e Série, tome V, 1882.

La paracellulose ne se dissout dans le réactif cuivrique qu'après l'action des acides.

La métacellulose résiste à l'influence du réactif cuivrique, même après l'action des acides; l'acide nitrique et les hypochlorites la dissolvent rapidement.

La vasculose est insoluble dans le réactif ammoniaco-cuivrique, même après l'action des acides; elle résiste pendant longtemps à l'acide sulfurique concentré. Elle est attaquée rapidement par le chlore, par les hypochlorites et les oxydants tels que l'acide azotique, l'acide chromique, le permanganate de potasse, etc. Les alcalis caustiques, agissant à chaud et sous pression sur la vasculose, la dissolvent.

La cutose n'est dissoute ni par l'acide sulfurique concentré ni par le réactif cuivrique; elle est attaquée par les agents oxydants et pourrait sous ce rapport être confondue avec la vasculose. Mais tandis que celle-ci n'est attaquée par les alcalis caustiques que lorsqu'ils agissent à chaud et sous pression, la cutose se dissout rapidement à la température ordinaire dans les dissolutions alcalines étendues.

Se basant sur les propriétés ci-dessus indiquées, les auteurs analysent différents tissus, entre autre le liège du *Quercus suber*, dans lequel ils ont trouvé :

Matières solubles dans les acides et les alcalis	15
Cutose	43
Vasculose	29
Cellulose et paracellulose	12

Le mélange de ce que Fremy et Urbain nomment cutose et vasculose, constitue la subérine de Chevreul.

La cutose constitue à l'état impur ce que nous appelons subérine.

Kügler (1) (1884). Son travail est consacré à l'étude chimique du liège du *Quercus suber*.

Il épuise d'abord le liège par le chloroforme bouillant, et, dans cet extrait chloroformique, d'ailleurs peu considérable, l'auteur a retrouvé :

1° De la cérine;

2° De l'acide stéarique;

3° Un acide nouveau, l'acide phellonique;

4° De la glycérine.

Après ce traitement au chloroforme qui n'a guère modifié l'aspect du

(1) Kügler : Ueber das Suberin. Inaugurale Dissertation der mathematischen. und naturwissenschaftlichen Facultät der Kaiser-Wilhelms-Universität, Strassburg.

liège, KÜGLER le traite par l'alcool bouillant, qui enlève des tannins et des substances semblables aux « Phlobaphen » de BOTTINGER(1). Le liège, ainsi extrait par le chloroforme et l'alcool, est soumis à l'ébullition avec une solution alcoolique de potasse caustique, pendant deux jours. Dans le liquide alcoolique alcalin filtré, l'auteur a retrouvé :

1° De l'acide stéarique;
2° De l'acide phellonique;
3° De la glycérine;
4° De la coniférine et de la vanilline, en petites quantités.

L'acide phellonique fond à 96°; sa composition centésimale correspond à la formule empirique $C_{22}H_{42}O_5$.

La partie du liège qui ne s'est pas dissoute dans la solution alcoolique de potasse est traitée par l'eau. Cette solution aqueuse contient des corps semblables aux substances dites humiques.

Le résidu insoluble dans le chloroforme, l'alcool, la potasse en solution alcoolique et l'eau, est constitué de cellulose et de lignine. Le liège, après avoir subi les différents traitements que nous venons d'indiquer, ne fournit plus d'acide cérinique par l'action de l'acide nitrique.

Voici, d'après l'auteur, la composition du liège du « *Quercus suber* » :

Extrait chloroformique	Cérine 2,90 Acides 10,10	13 o/o
Extrait alcoolique		6 o/o
Extrait par la potasse alcoolique	Acides 30 Glycérine 2,65	32,65
Extrait aqueux		8
Cellulose		22
Eau		5
Cendres		0,50
Par le calcul il trouva :	lignine	12

KÜGLER conclut de ses recherches que la subérine est une graisse dans le sens exact du mot; la potasse la saponifie, l'acide nitrique la transforme en acides subérique et cérinique.

Il reconnaît qu'il est très étonnant qu'on ne puisse pas extraire complétement la subérine par les dissolvants ordinaires des graisses. Pour expliquer ce fait, il admet que dans la lamelle subéreuse les molécules de graisses sont enfermées (eingeschlossen liegen) entre les molécules de cellulose, et que celles-ci empêchent le dissolvant d'arriver à la graisse.

(1) BOTTINGER : Annalen der Chemie und Pharmacie, Band 202.

Van Wisselingh (1), en 1888, publia des recherches faites au point de vue microscopique, qui confirment dans presque tous leurs détails les observations de von Höhnel. Il s'en sépare, toutefois, précisément sur le point qui nous intéresse le plus : la composition de la lamelle subéreuse.

Ayant remarqué que la lamelle subéreuse, préalablement traitée soit par la potasse caustique, soit par l'acide chromique, puis par le chlorure de zinc iodé, se colorait non pas en bleu, mais en violet, et que de plus on pouvait également obtenir cette coloration par l'iode dissous dans l'iodure de potassium, l'auteur juge que cette coloration violette ne peut être due à la cellulose.

Pour enlever la subérine sans toucher à la cellulose, Van Wisselingh a imaginé un procédé ingénieux, qui consiste à traiter les coupes par de la glycérine chauffée vers 250°—290°. Lorsque par ce procédé il est parvenu à éliminer la subérine, il ne réussit plus à obtenir la réaction de la cellulose sur le restant de la lamelle subéreuse, et il en conclut que cette lamelle ne contient pas de cellulose.

L'auteur fait remarquer qu'il n'a jamais obtenu de fusion de la lamelle subéreuse. Dans certains cas seulement il a observé l'exsudation d'une « soi-disant cire ».

Voici les conclusions de ce travail, qui présentent de l'intérêt pour nous:

1° La lamelle de subérine ne contient pas de cellulose;

2° Après macération dans l'acide chromique ou la potasse, à la température ordinaire, ou après chauffage à la solution de potasse, la lamelle subéreuse peut être colorée en violet, tant par l'iode que par le chlorure de zinc iodé;

3° Différant en cela d'avec les couches cuticularisées, la lamelle subéreuse ne laisse pas de base cellulosique, lorsque par le chauffage dans la glycérine on réussit à la débarrasser de subérine;

4° Divers composés chimiques, très analogues aux matières grasses, constituent l'élément essentiel de la lamelle subéreuse; ils sont compris sous la dénomination commune de subérine;

5° Chauffée dans la glycérine, à des températures où les graisses se décomposent, la lamelle subéreuse éprouve une décomposition qui n'est pas précédée de fusion;

7° Le pouvoir de résistance à l'action de la potasse ou d'autres réactifs énergiques est très différent pour les divers éléments de la lamelle subéreuse;

12° La présence de la soi-disant cire dans la lamelle subéreuse est moins rare qu'on ne l'avait supposée jusqu'ici.

(1) Van Wisselingh : Sur la paroi des cellules subéreuses. Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles, Tome XII, 1re livraison, 1888.

PREMIÈRE PARTIE.

RECHERCHES CHIMIQUES.

Les divergences que nous avons signalées entre les divers auteurs, qui ont fait du tissu subéreux l'objet de leurs recherches, nous obligent à préciser avant tout le sens que nous attribuons au terme subérine. Nos résultats nous permettent de définir comme il suit la substance qui donne au liège ses propriétés principales : la subérine est la partie du tissu subéreux, qui est insoluble dans les dissolvants neutres, l'acide sulfurique concentré et le réactif de Schweitzer; elle est soluble à chaud dans la potasse en solution alcoolique faible et fournit par l'action de l'acide nitrique de sacides d'aspect gras, solubles dans l'alcool, l'éther, etc.

Ajoutons que le terme général : *acides subérogéniques*, nous servira à désigner les divers acides qui entrent dans la composition de la subérine.

I. Analyse du liège du Quercus suber.

Essais préliminaires.

Afin de trouver un procédé rationnel, permettant de traiter le liège d'une façon aussi avantageuse que possible, nous avons fait une série d'essais préliminaires, en employant successivement le carbonate de sodium en solution aqueuse, et l'hydroxyde de potassium en solution alcoolique à différents états de concentration et dans différentes conditions.

Ces essais nous ont permis d'établir différents faits, dont voici les principaux.

Même après une ébullition prolongée avec une solution concentrée de carbonate de sodium, la subérine n'est que très faiblement attaquée; par contre, les substances humiques qui l'accompagnent dans le liège sont dissoutes.

Il suffit de traiter le liège par une solution alcoolique d'hydroxyde de potassium à 3 o/o, pendant trois quarts d'heure, pour le débarrasser complétement de subérine. Par ce traitement on obtient différents sels de potassium, solubles dans l'alcool bouillant; les uns y sont également solubles à froid, les autres insolubles.

Sels de potassium insolubles dans l'alcool froid. — Par refroidissement de leur solution alcoolique, ces sels cristallisent, si la solution contient un excès d'alcali, tandis que, si elle est neutre, il ne se forme pas de cristaux, et tout le liquide se prend en masse.

Ces sels de potassium traités par l'eau forment, lorsque la solution est neutre, un liquide épais, gélatineux, qu'il est impossible de filtrer au papier. Au contraire, si la solution est fortement alcaline, ou si elle contient une forte proportion d'un sel de potassium ou de sodium, le précipité s'agglomère, et on peut le séparer par filtration du liquide au sein duquel il nage. Le sel de potassium, insoluble dans l'eau, fournit l'acide phellonique.

Si l'on décompose le phellonate de potassium par l'acide chlorhydrique à chaud, on obtient, outre l'acide phellonique, un corps insoluble dans l'alcool, et que nous avons reconnu être un anhydride de cet acide.

Sels de potassium solubles dans l'alcool froid. — Ces sels sont également très solubles dans l'eau froide. Lorsqu'on les décompose par l'acide sulfurique ou chlorhydrique dilué, on obtient un acide semi-liquide, insoluble dans l'eau, très soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, insoluble dans l'éther de pétrole.

La solution alcoolique de cet acide et de ses sels alcalins est incomplétement précipitée par les sels de baryum, de calcium, de magnésium et de plomb. La précipitation, plus ou moins complète, dépend de la concentration de la solution et d'autres circonstances encore.

C'est sur ces différentes propriétés des acides subérogéniques et de leurs sels qu'est fondé le procédé que nous allons décrire.

Description du procédé d'analyse.

Le liège en poudre est additionné de douze fois son poids d'une solution alcoolique d'hydroxyde de potassium à 3 o/o; le mélange est introduit dans un appareil à reflux, et soumis à l'ébullition pendant trois quarts d'heure. Après ce laps de temps, le liquide alcoolique est filtré à chaud à travers une toile et le résidu insoluble est soumis à la presse. Le gâteau brun-noirâtre ainsi obtenu est additionné d'une quantité d'alcool, suffisante pour former un mélange semi-liquide, qu'on fait bouillir pendant une demi-heure; ensuite on filtre et on exprime. Le résidu d'expression est soumis encore une fois à un traitement semblable.

Les liquides alcooliques résultant de ces trois extractions sont réunis et concentrés par distillation jusqu'à ce que la liqueur ait acquis un volume

égal environ au quart du volume primitif; on la filtre alors à chaud, au papier, et on la laisse refroidir et déposer pendant vingt-quatre heures. On sépare ensuite par filtration le précipité cristallin jaunâtre, qui s'est déposé au fond du vase, du liquide noirâtre qui surnage. Précipité I. Solution II.

Examen du précipité I.

Ce précipité est lavé à l'alcool, exprimé, puis chauffé au bain-marie jusqu'à ce qu'il soit complétement débarrassé d'alcool. On le traite ensuite par l'eau bouillante additionnée d'environ 25 o/o de chlorure de sodium et de quelques gouttes de potasse ou de soude caustique, puis on filtre le liquide bouillant en faisant usage d'un entonnoir chauffé. Ce traitement du précipité à l'eau bouillante, additionnée de chlorure de sodium et d'hydroxyde de potassium, est renouvelé jusqu'à ce que le précipité soit blanc et que la solution filtrée soit incolore. Précipité A. Solution B.

Examen du précipité A.

Le précipité A, autant que possible débarrassé d'eau par expression, est dissous dans l'alcool bouillant et cette solution est filtrée à chaud; par refroidissement il se forme un précipité. Ce précipité est desséché au bain-marie, pulvérisé finement, puis extrait par l'éther bouillant jusqu'à ce que le liquide n'enlève plus rien. Les sels de potassium, ainsi débarrassés de cérine, sont additionnés d'eau distillée et soumis à l'ébullition jusqu'à ce qu'on obtienne une masse visqueuse homogène, à laquelle on ajoute après refroidissement de l'acide sulfurique dilué en léger excès. On laisse l'action de l'acide se prolonger pendant quelques heures, en ayant soin d'agiter fréquemment le liquide au sein duquel nage un abondant précipité blanc.

L'acide ainsi obtenu est recueilli sur un filtre et lavé à l'eau distillée jusqu'à ce que la solution filtrée, additionnée de chlorure de baryum, ne donne plus la réaction de l'acide sulfurique. Le précipité est alors pressé entre des doubles de papier à filtrer, puis desséché à froid en présence de l'acide sulfurique concentré. Le produit sec est dissous dans le chloroforme bouillant, et la solution est filtrée à chaud. Par refroidissement du liquide il se dépose un corps blanc cristallisant en houppes.

En faisant cristalliser le produit deux ou trois fois de la même façon, et en le laissant finalement sécher à la température ordinaire sous une cloche contenant de l'acide sulfurique concentré et de l'huile, on obtient facilement un corps à point de fusion fixe 95°—96°.

C'est l'acide *phellonique*.

Examen de la solution alcoolique II.

Cette solution est complétement débarrassée d'alcool. Le résidu est dissous dans l'eau chaude. La solution aqueuse filtrée est additionnée d'acide chlorhydrique et chauffée jusqu'à ce que le précipité d'acides qui nage dans le liquide soit complétement fondu et surnage à la surface d'un liquide clair. Après refroidissement on sépare par décantation et filtration le précipité du liquide. Précipité A'. Solution B'.

Examen du précipité A'.

Ce précipité est dissous dans l'éther. La solution éthérée filtrée est agitée à plusieurs reprises avec de l'eau distillée, jusqu'à ce que celle-ci ne présente plus la réaction de l'acide chlorhydrique. Le liquide éthéré est alors décanté et distillé pour éliminer tout l'éther. Le résidu de la distillation est dissous dans l'alcool à 96 o/o. La solution préalablement additionnée de carbonate de potassium sec et en poudre est soumise à l'ébullition dans un appareil à reflux, jusqu'à ce qu'elle soit devenue alcaline. On ajoute ensuite au liquide refroidi, et débarrassé par filtration de l'excès de carbonate de potassium, une solution alcoolique de chlorure de magnésium jusqu'à qu'il ne se produise plus de précipité.

Après plusieurs heures de repos, lorsque la liqueur s'est complétement éclaircie, on la sépare par décantation et filtration du précipité résineux qui s'est déposé. Solution *a'*. Précipité *b'*.

Examen de la solution a'.

On concentre cette solution par distillation, puis on la laisse reposer pendant deux jours. On filtre alors pour séparer le précipité qui s'est formé. Solution *c'*. Précipité *d'*.

Examen de la solution c'.

Cette solution est distillée, puis évaporée jusqu'à sec au bain-marie, pour la débarrasser complétement d'alcool. Le résidu est repris par l'eau distillée, puis décomposé par l'acide chlorhydrique à chaud. Après refroidissement, l'acide mis en liberté est dissous dans l'éther, cette solution éthérée est agitée avec de l'eau distillée jusqu'à ce qu'elle soit complétement débarrassée d'acide chlorhydrique, puis décantée, filtrée et distillée. Le résidu de cette distillation est dissous dans le chloroforme, et cette solution est additionnée petit à petit et successivement d'éther de pétrole, jusqu'à

ce qu'après repos le liquide limpide soit devenu jaunâtre. Ce liquide est alors décanté, filtré, puis distillé et finalement chauffé au bain-marie jusqu'à ce que tout l'éther de pétrole et le chloroforme aient disparu.

Nous appellerons le corps ainsi obtenu, acide *subérinique*.

Examen du précipité d'.

Ce précipité débarrassé d'alcool est repris par l'eau, puis décomposé par l'acide chlorhydrique à chaud. On sépare par décantation et filtration la solution aqueuse du précipité huileux, et on extrait ce dernier par l'eau bouillante aussi longtemps que par refroidissement du liquide il se forme des aiguilles cristallines blanches.

On lave ce précipité cristallin à l'eau distillée et on le purifie par cristallisation dans l'alcool.

Nous désignerons ce corps, en attendant que sa composition chimique soit établie, sous le nom d'acide *phloïonique* (de φλοιος écorce).

Examen de la solution B'.

On additionne ce liquide acide d'un excès d'oxyde de plomb, et on l'évapore par petites portions au bain-marie en ayant soin de l'agiter fréquemment; lorsqu'il est réduit à un petit volume on le laisse refroidir et on le filtre, on ajoute au liquide filtré quelques gouttes d'acide chlorhydrique et on filtre de nouveau. Le liquide ainsi obtenu est additionné d'un excès d'oxyde de plomb et de sable et évaporé presque jusqu'à sec. Lorsque la masse est refroidie, on la pulvérise et on l'extrait par l'alcool absolu; la solution alcoolique filtrée est additionnée d'une fois et demie son volume d'éther. Le liquide éthéro-alcoolique est abandonné au repos pendant douze heures, décanté, filtré et distillé, et finalement évaporé au bain-marie.

On obtient de la sorte un liquide jaunâtre, sirupeux, d'un goût sucré.

Quelques gouttes de ce liquide, chauffées dans un tube avec du sulfate acide de potassium, fournissent l'odeur caractéristique de l'acroléine.

On dissout une petite partie de ce liquide dans l'eau, on l'additionne de potasse caustique et de chlorure de benzoyle et on agite fortement le mélange. Après quelque temps, le corps blanc insoluble qui s'est formé est recueilli et purifié par cristallisation dans l'éther de pétrole. On obtient ainsi un corps cristallisant en fines aiguilles et fondant vers 70° (tribenzoate de glycéryle).

Ces réactions indiquent la présence de la *glycérine*.

TABLEAU RÉSUMANT LE PROCÉDÉ D'ANALYSE.

Le liège est traité par une solution alcoolique de potasse.
La solution est filtrée à chaud. Par refroidisssement il se forme un précipité.

Précipité I.

Cérine; sels de potassium peu solubles dans l'alcool. Il est repris par l'eau bouillante additionnée de chlorure de sodium. Une partie se dissout.

A. Corps insolubles dans l'eau bouillante.

Cérine; sels de potassium. Après cristallisation dans l'alcool ils sont extraits par l'éther. Les sels restants sont décomposés par l'acide sulfurique. L'acide obtenu est purifié par cristallisation dans le chloroforme. *Acide phellonique.*

B. Solution.

Eaux de lavage, sels de potassium.

Solution II.

Est débarrassée d'alcool par distillation; le résidu est dissous dans l'eau; la solution filtrée est additionnée d'acide chlorhydrique. Il se forme un précipité semi-liquide.

Précipité A'.

Débarrassé d'acide chlorhydrique est dissous dans l'alcool. La solution neutralisée par le carbonate de potasse est additionnée de chlorure de magnésium.

Solution B'.

Est évaporée, traitée par l'oxyde de plomb, etc.; on y retrouve la *glycérine.*

Solution a'.

Est concentrée et est laissée en repos. Il se dépose un précipité.

Précipité b'.

Noir, résineux.

Solution c'.

Est évaporée et décomposée par l'acide chlorhydrique; l'acide est dissous dans le chloroforme et l'éther de pétrole. *Acide subérinique.*

Précipité d'.

Est décomposé par l'acide chlorhydrique. Le corps huileux est extrait par l'eau chaude; par refroidissement on obtient des cristaux. *Acide phloïonique.*

DESCRIPTION ET PROPRIÉTÉS DES ACIDES SUBÉROGÉNIQUES, DE LEURS SELS, ETC.

Acide phellonique.

L'acide phellonique, obtenu comme nous l'avons indiqué à la page 79, est blanc ; il possède néanmoins une très légère teinte jaunâtre qui persiste même après un très grand nombre de cristallisations. On peut lui enlever cette teinte par précipitation fractionnée au moyen de l'acétate de magnésium ; le premier précipité qui se forme entraîne les dernières traces de matière colorante, et la partie de l'acide qui n'a pas été précipitée est parfaitement blanche.

Obtenu par refroidissement de sa solution chloroformique, l'acide phellonique se présente sous la forme de houppes cristallines qui, par dessiccation, ne tardent pas à tomber en une poussière d'un blanc de neige, dépourvue de tout aspect gras.

L'acide phellonique fond entre 95°—96° en un liquide huileux, limpide, incolore, qui se prend par refroidissement en une masse cristalline cassante. Il est insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme bouillant ; peu soluble à froid. Par refroidissement de sa solution alcoolique, il se précipite sous la forme d'une poudre blanche constituée de cristaux microscopiques. Son meilleur dissolvant est le chloroforme. Il se dissout également, quoique peu, dans l'éther de pétrole bouillant. Sa solubilité dans ce dissolvant varie beaucoup avec le point d'ébullition du liquide.

Chauffé sur une lame de platine, il fond, puis brûle avec une flamme éclairante, sans laisser de résidu.

Sous l'action prolongée de la chaleur, l'acide phellonique subit des modifications importantes, qui sont indiquées par les variations que subit son point de fusion.

Chauffé à l'abri de l'air entre 170° et 180°, il se transforme en un anhydride fondant vers 101° et 102°.

Cette transformation se fait lentement :

Après deux heures de chauffe, le produit fond de 98°— 99°.
» trois » » » » 98°— 99°.
» cinq » » » » 99°—100°.
» dix » » » » 101°—102°.

Cet anhydride est insoluble dans l'alcool, mais soluble dans le chloroforme bouillant. Si l'on prolonge l'action de la chaleur, on obtient une

seconde modification, un corps insoluble dans le chloroforme bouillant, corps que nous décrirons plus loin.

Pour obtenir l'anhydride phellonique il n'est pas indispensable de chauffer à 180°, pourvu que l'action de la chaleur soit suffisamment prolongée.

Chauffé entre 100°—105° en tube fermé avec de l'acide chlorhydrique concentré, l'acide phellonique se transforme également en anhydride.

A la température ordinaire il n'absorbe pas les vapeurs de brome.

Les analyses élémentaires de l'acide phellonique ont fourni les résultats suivants :

I. 0,1673 gr. de l'acide ont fourni 0,4560 gr. d'anhydride carbonique correspondant à 74,33 o/o de carbone; et 0,1860 d'eau correspondant à 12,35 o/o d'hydrogène.

II. 0,1903 gr. de l'acide ont fourni 0,5180 d'anhydride carbonique et 0,2126 gr. d'eau, correspondant respectivement à 74,23 o/o de carbone et 12,41 o/o d'hydrogène.

III. 0,2132 gr. de l'acide ont fourni 0,5798 gr. d'anhydride carbonique et 0,2358 gr. d'eau, correspondant respectivement à 74,16 o/o de carbone et 12,28 o/o d'hydrogène.

Ces résultats permettent de donner à l'acide phellonique la formule empirique $C_{22}H_{43}O_3$, comme on peut s'en assurer par l'examen des chiffres suivants :

CALCULÉ POUR $C_{22}H_{43}O_3$		TROUVÉ			MOYENNE.
		I	II	III	
C	74,37	74,33	74,23	74,16	74,24
H	12,11	12,35	12,41	12,28	12,35
O	13,52	13,32	13,36	13,56	13,41
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Lorsqu'on traite l'acide phellonique par le chlorure de zinc iodé (solution préparée comme le réactif usité pour la recherche microchimique de la cellulose), on obtient après quelque temps une coloration rose violacée; mais cette réaction n'est pas toujours très nette. On obtient à coup sûr et immédiatement une belle coloration, si, après avoir humecté l'acide d'une solution alcoolique très diluée d'iode, on l'additionne d'acide sulfurique concentré. Les phellonates fournissent également cette réaction. Les acides subérinique et phloïonique ne la fournissent pas.

Anhydride phellonique.

Préparation. 1° On chauffe l'acide phellonique à une température de 175° — 180° pendant dix heures. Après refroidissement, on concasse le produit et on le dissout dans le chloroforme bouillant. Par refroidissement du liquide on obtient un corps pulvérulent, qu'on extrait par l'alcool bouillant pour le débarrasser de l'acide phellonique qui n'aurait pas été transformé. Ensuite on dissout encore une fois l'anhydride dans le chloroforme bouillant; on recueille le précipité qui se forme par refroidissement du liquide chloroformique, et on le fait sécher.

2° On chauffe l'acide phellonique à une température de 100°—105°, pendant douze heures, en tube fermé, avec de l'acide chlorhydrique concentré.

On pulvérise ensuite le produit ainsi obtenu, on le lave jusqu'à ce qu'il soit complétement débarrassé d'acide chlorhydrique, on le sèche, puis on le purifie en le traitant par le chloroforme et l'alcool bouillant, comme nous l'avons indiqué plus haut.

L'anhydride phellonique est un corps blanc, inodore, insipide, insoluble dans l'eau, très peu soluble dans l'alcool et l'éther même bouillant, soluble dans le chloroforme bouillant.

Il se dissout, mais seulement après une ébullition prolongée dans une solution alcoolique de potasse caustique, en se transformant en phellonate de potassium. Il fond à 102°

Les analyses élémentaires ont fourni les résultats suivants :

A. Produit obtenu par l'action de la chaleur seule.

I. 0,2355 gr. de la substance ont fourni 0,6595 gr. d'anhydride carbonique et 0,2602 d'eau, correspondant respectivement à 76,37 o/o de carbone et 12,27 o/o d'hydrogène.

II. 0,3180 gr. de la substance ont fourni 0,8876 gr. d'anhydride carbonique et 0,3515 gr. d'eau, correspondant respectivement à 76,12 o/o de carbone et 12,27 o/o d'hydrogène.

III. 0,2090 gr. de la substance ont fourni 0,5835 gr. d'anhydride carbonique et 0,2260 gr. d'eau, correspondant respectivement à 76,14 o/o de carbone et 12,01 d'hydrogène.

Ces résultats nous permettent de considérer ce corps comme formé de deux molécules d'acide phellonique, moins une molécule d'eau, ainsi qu'on peut s'en assurer par l'examen des chiffres ci-dessous.

CALCULÉ POUR $(C_{22}H_{43}O_5)_2 - H_2O$ $C_{44}H_{84}O_5$		TROUVÉ			MOYENNE.
		I	II	III	
C	76,30	76,37	76,12	76,14	76,21
H	12,14	12,27	12,27	12,01	12,19
O	12,56	11.36	11,61	11,85	11,60
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

B. Produit obtenu en présence de l'acide chlorhydrique concentré.

I. 0,2317 gr. de la substance ont fourni 0,6517 gr. d'anhydride carbonique et 0,2563 gr. d'eau, correspondant respectivement à 76,70 o/o de carbone et 12,28 o/o d'hydrogène.

II. 0,1844 gr. de la substance ont fourni 0,5195 gr. d'anhydride carbonique et 0,2056 gr. d'eau, correspondant respectivement à 76,83 o/o de carbone et 12,38 o/o d'hydrogène.

III. 0,1901 gr. de la substance ont fourni 0,5375 gr. d'anhydride carbonique et 0,2117 gr. d'eau, correspondant respectivement à 77,11 o/o de carbone et 12,37 o/o d'hydrogène.

CALCULÉ POUR $(C_{22}H_{43}O_5)_2 - H_2O$ $C_{44}H_{84}O_5$		TROUVÉ			MOYENNE.
		I	II	III	
C	76,30	76,70	76,83	77,11	76,88
H	12,14	12,28	12,38	12,37	12,34
O	11,56	11,02	10,79	10,52	10,78
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Nous avons donc trouvé dans ce cas-ci un peu plus de carbone qu'en exigerait la théorie. Il se forme peut-être une certaine quantité d'un second anhydride de la formule $C_{22}H_{43}O_5 - H_2O = C_{22}H_{41}O_2$, et qui doit contenir d'après le calcul :

C	78,34
H	12,17
O	9,49
	100,00

Si l'on chauffe l'anhydride phellonique à 180° pendant plusieurs heures (nous l'avons chauffé jusqu'à trente-deux heures), il se transforme en un corps ne se dissolvant plus ou presque plus dans le chloroforme même bouillant, mais s'y gonflant, devenant transparent et prenant assez bien l'aspect de la gélatine gonflée par l'eau.

Ce corps se ramollit et devient transparent vers 105°; il ne coule pas, mais se laisse étirer en longs fils.

L'analyse élémentaire de ce produit nous a donné les résultats suivants :

0,1866 gr. de la substance ont fourni 0,5287 gr. d'anhydride carbonique et 0,2083 gr. d'eau, correspondant respectivement à 77,27 o/o de carbone et 12,40 o/o d'hydrogène.

C	77,27
H	12,40
O	10,33
	100,00

Avions-nous un mélange d'un premier et d'un second anhydride? ou bien un produit de condensation ou de polymérisation?

Nous n'avons pas poussé plus loin l'étude de ce corps.

Phellonate de potassium.

Pour préparer ce sel, on dissout l'acide phellonique dans une solution alcoolique bouillante d'hydroxyde de potassium contenant un excès d'alcali. Lorsque la dissolution est complète, on laisse refroidir le liquide dans un vase fermé. Après quelques heures, lorsque le précipité cristallin s'est déposé, on le jette sur un filtre, on le lave à l'alcool, on le sèche, puis on le pulvérise. Cette poudre est dissoute dans l'alcool absolu bouillant et le liquide filtré à chaud, pour séparer un peu de carbonate de potassium. Par refroidissement, le liquide alcoolique se prend en une sorte de gelée, qu'on débarrasse d'alcool par filtration et expression entre des doubles de papier à filtrer. Finalement, on sèche le produit à froid en présence de l'acide sulfurique concentré.

0,1989 gr. de phellonate ont donné 0,1514 gr. de sulfate de potassium correspondant à 9,71 o/o de métal.

CALCULÉ POUR $C_{22}H_{43}O_3K$	TROUVÉ
9,89 o/o	9,71 o/o

Le phellonate de potassium est insoluble dans l'eau, même à chaud. Il se gonfle dans l'eau froide. Si l'on fait bouillir le liquide pendant quelques instants, celui-ci présente assez bien l'aspect de l'empois d'amidon. Il suffit d'ajouter soit de l'hydroxyde, soit un sel de potassium ou de sodium, pour que le précipité redevienne grumeleux.

Le phellonate de potassium est soluble à chaud, dans l'alcool, même dilué. Par refroidissement, le liquide se prend en une sorte de gelée, mais si l'alcool contient une certaine quantité d'un hydroxyde alcalin, le sel cristallise.

Lorsqu'on traite le phellonate de potassium par le chlorure de zinc iodé, il se colore en rose violacé, puis en rouge cuivreux. Il suffit d'ajouter de l'eau pour faire disparaître cette coloration.

On peut aussi obtenir une teinte semblable avec une solution d'iode dans l'iodure de potassium, mais seulement après un temps plus ou moins prolongé.

Cette curieuse réaction est importante au point de vue de l'étude microscopique des membranes. C'est du reste en étudiant le liège au microscope que nous l'avons découverte. Comme nous l'avons dit, l'acide phellonique fournit une coloration semblable, mais c'est avec le sel de potassium que la réaction réussit le mieux.

Phellonate de baryum.

On obtient ce sel par addition d'une solution d'acétate de baryum à une solution alcoolique chaude d'acide phellonique. Ensuite on filtre et on lave le précipité à l'alcool chaud. On peut également l'obtenir par précipitation, au moyen du sel de potassium dissous dans l'alcool faible et d'une solution d'acétate ou de chlorure de baryum.

C'est un corps blanc insoluble dans l'eau et dans l'alcool; chauffé sur une lame de platine, il fond, puis brûle en abandonnant un résidu de carbonate de baryum.

0,2244 gr. de ce sel ont fourni 0,0618 gr. de sulfate de baryum, correspondant à 16,18 o/o de métal.

CALCULÉ POUR $(C_{22}H_{42}O_5)_2Ba$	TROUVÉ
16,21	16,18

Phellonate d'argent.

On l'obtient en ajoutant une solution d'azotate ou d'acétate d'argent à une solution alcoolique chaude d'acide phellonique ou de phellonate de potassium.

Ce sel est blanc; exposé à la lumière, il se colore petit à petit en violet. A l'abri de la lumière, il se conserve bien.

0,3491 gr. de ce sel ont fourni 0,0809 gr. d'argent, correspondant à 23,17 o/o,

CALCULÉ POUR $C_{22}H_{42}O_3Ag$	TROUVÉ
23,35 o/o	23,17 o/o

Acide subérinique.

A la température ordinaire l'acide subérinique est semi-liquide, filant; sous l'action de la chaleur il devient rapidement fluide. Il est insoluble dans l'eau, excessivement soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, insoluble dans l'éther de pétrole.

Il se dissout dans les solutions aqueuses ou alcooliques d'alcalis caustiques, de même que dans les solutions de carbonates alcalins. Sa solution alcoolique ne précipite ni par l'acétate de magnésium, ni par celui de baryum.

L'acide subérinique, chauffé sur une lame de platine, brûle avec une flamme éclairante sans laisser de résidu.

Il ne contient pas d'azote.

Les analyses élémentaires de cet acide ont fourni les résultats suivants :

I. 0,1741 gr. de substance ont fourni 0,4617 gr. d'anhydride carbonique et 0,1691 d'eau, correspondant respectivement à 72,32 o/o de carbone et 10,79 o/o d'hydrogène.

II. 0,2605 gr. de substance ont fourni 6901 gr. d'anhydride carbonique et 0,2539 gr. d'eau, correspondant respectivement à 72,24 o/o de carbone et 10,82 o/o d'hydrogène.

III. 0,2000 gr. de substance ont fourni 0,5309 gr. d'anhydride carbonique et 0,1931 gr. d'eau, correspondant respectivement à 72,39 o/o de carbone et 10,72 o/o d'hydrogène.

Ces résultats nous permettent de donner à l'acide subérinique la formule empirique $C_{17}H_{30}O_3$.

	CALCULÉ POUR $C_{17}H_{30}O_3$	TROUVÉ I	TROUVÉ II	TROUVÉ III	MOYENNE
C	72,35	72,32	72,24	72,39	72,31
H	10,63	10,79	10,82	10,72	10,78
O	17,02	16,89	16,94	16,89	16,91
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Lorsqu'on chauffe l'acide subérinique à l'abri de l'air, il devient d'abord liquide, mais peu à peu il perd de sa fluidité et finalement il se transforme en un corps solide, transparent, élastique.

Cette transformation se fait plus ou moins rapidement suivant la température à laquelle on chauffe. Elle s'opère déjà bien de 100°—125°; beaucoup plus rapidement de 160°—170°.

Ce corps est insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, l'éther de pétrole, le chloroforme, même bouillant. Dans ce dernier liquide il se gonfle à la façon de la gélatine dans l'eau.

Après avoir extrait ce produit par le chloroforme bouillant, pour lui enlever l'acide non modifié qu'il pouvait encore contenir, nous en avons fait l'analyse élémentaire.

Voici les résultats de ces analyses :

I. 0,2840 gr. de substance ont fourni 0,7530 gr. d'anhydride carbonique et 0,2755 gr. d'eau, correspondant respectivement à 72,31 o/o de carbone et 10,77 o/o d'hydrogène.

II. 0,1899 gr. de substance ont fourni 0,5025 gr. d'anhydride carbonique et 0,1822 gr. d'eau, correspondant respectivement à 72,16 o/o de carbone et 10,66 o/o d'hydrogène.

La composition centésimale de l'acide subérinique ne s'est pas modifiée ainsi que le montre la comparaison des chiffres ci-dessous.

	CALCULÉ POUR $C_{17}H_{30}O_5$	TROUVÉ I	TROUVÉ II	MOYENNE
C	72,35	72,31	72,16	72,23
H	10,63	10,77	10,66	10,72
O	17,02	16,92	17,18	17,05
	100,00	100,00	100,00	100,00

Il est donc probable que sous l'influence de la chaleur l'acide subérinique subit, soit une modification isomérique, soit une polymérisation.

Subérinate de potassium.

Pour préparer le sel de potassium, on dissout l'acide dans l'alcool absolu, on additionne la solution de carbonate de potassium sec en poudre fine, et on la fait bouillir dans un appareil à reflux, jusqu'à ce que tout dégagement d'anhydride carbonique ait cessé. Après refroidissement du liquide, on le filtre, on l'évapore au bain-marie et finalement on fait sécher le résidu d'évaporation.

Ce sel est très soluble dans l'eau et l'alcool, insoluble dans l'éther. Les solutions ont une réaction alcaline. Chauffé sur une lame de platine, il fond, brûle et abandonne un résidu de carbonate de potassium.

0,8485 gr. du sel ont fourni 0,2418 gr. de sulfate de potassium, correspondant à 12,07 o/o de métal.

CALCULÉ POUR $C_{17}H_{29}O_5K$	TROUVÉ
12,18 o/o	12,07 o/o

Subérinate de baryum.

On prépare ce sel par l'addition du chlorure de baryum à une solution aqueuse de subérinate de potassium,

Le précipité obtenu est jeté sur un filtre, lavé à l'eau, puis séché.

0,3578 gr. du sel ont fourni 0,1185 gr. de sulfate de baryum, correspondant à 19,44 o/o de métal.

CALCULÉ POUR $(C_{17}H_{29}O_5)_2Ba$	TROUVÉ
19,59 o/o	19,44

Subérinate d'argent.

On obtient ce sel par précipitation d'une solution de subérinate de potassium par une solution d'azotate d'argent. Il s'altère rapidement à la lumière en prenant une teinte violette, puis brune.

Sels de calcium, de magnésium et de plomb.

Ces sels sont insolubles dans l'eau et s'obtiennent par double décomposition, comme les précédents.

Acide phloïonique.

Ce corps se présente sous la forme de fines aiguilles blanches, cristallines, inodores, insolubles dans l'eau froide, un peu solubles dans l'eau bouillante. Par refroidissement du liquide tout l'acide dissous se précipite en petits cristaux. Il est soluble dans l'alcool, très peu dans l'éther et le chloroforme. L'acide phloïonique fond entre 120-121°.

Chauffé sur une lame de platine, il brûle sans laisser de résidu. Les analyses élémentaires que nous avons faites du produit séché pendant quelques jours dans l'exsiccateur à acide sulfurique, ne correspondaient pas entre elles. La proportion de carbone allait en augmentant; tandis qu'au départ nous trouvions environ 61 o/o de carbone, après quelques analyses nous en trouvions de 62 à 63 o/o.

D'autre part une partie de l'acide séchée entre 100 et 110, puis analysée, nous a fourni plus de 63 o/o de carbone, de même qu'une autre partie desséchée pendant plusieurs semaines en présence de l'acide sulfurique concentré. Néanmoins, comme la proportion de métal contenue dans le phloïonate de baryum était supérieure à la quantité exigée par le sel d'un acide contenant 63 o/o de carbone, tandis qu'elle correspondait à la quantité requise par le sel d'un acide renfermant de 60 à 61 o/o de carbone, il est probable que, déjà en présence de l'acide sulfurique concentré à froid, deux molécules de cet acide perdent une molécule d'eau. C'est pourquoi nous lui avons donné pour formule empirique $C_{11}H_{21}O_4$. Nous manquions de substance pour pouvoir faire une étude plus approfondie de ce corps, qui ne présentait du reste pour nous qu'un intérêt secondaire.

A. Produit séché pendant quelques jours en présence de l'acide sulfurique concentré.

I. 0,1380 gr. de la substance ont fourni 0,3090 d'anhydride carbonique et 0,1224 gr. d'eau, correspondant respectivement à 61,06 o/o de carbone et 9,85 o/o d'hydrogène.

II. 0,3820 gr. de la substance ont fourni 0,8768 d'anhydride carbonique et 0,3362 gr. d'eau, correspondant respectivement à 62,59 o/o de carbone et 9,77 o/o d'hydrogène.

III. 0,2630 gr. de la substance ont fourni 0,6073 gr. d'anhydride carbonique et 0,2340 d'eau, correspondant respectivement à 62,97 o/o de carbone et 9,88 o/o d'hydrogène.

	CALCULÉ POUR $C_{11}H_{21}O_4$	TROUVÉ I	II	III
C	60,83	61,06	62,59	62,97
H	9,68	9,85	9,77	9,88
O	29,49	28,09	27,64	27,15
	100,00	100,00	100,00	100,00

B. Produit séché à 100°-110°.

I. 0,1928 gr. de substance ont fourni 0,4480 d'anhydride carbonique et 0,1722 gr. d'eau, correspondant respectivement à 63,37 o/o de carbone, et 9,92 o/o d'hydrogène.

C. Produit séché pendant plusieurs semaines en présence de l'acide sulfurique concentré.

II. 0,1900 gr. de substance ont fourni 0,4401 gr. d'anhydride carbonique et 0,1702 d'eau, correspondant respectivement à 63,17 o/o de carbone et 9,95 o/o d'hydrogène.

III. 0,1651 gr. de substance ont fourni 0,3835 gr. d'anhydride carbonisue et 0,1461 gr. d'eau, correspondant respectivement à 63,35 o/o de carbone et 9,83 o/o d'hydrogène.

CALCULÉ POUR $C_{22}H_{40}O_7$	TROUVÉ			MOYENNE
	I	II	III	
C 63,46	63,37	63,17	63,35	63,29
H 9,62	9,92	9,95	9,83	9,90
O 26,92	26,71	26,88	26,82	26,81
100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Phloïonate de potassium.

On peut préparer ce sel en ajoutant une solution alcoolique de potasse caustique à une solution alcoolique de l'acide. Le sel de potassium se précipite ; on jette le précipité sur un filtre, on le lave à l'alcool absolu et on le sèche.

Corps blanc, très soluble dans l'eau, très peu dans l'alcool.

Phloïonate de baryum.

On l'obtient en précipitant une solution alcoolique de l'acide par l'acétate de baryum. On lave le précipité à l'eau et à l'alcool, puis on le sèche.

Corps blanc insoluble dans l'eau et dans l'alcool.

0,1601 gr. de ce sel ont fourni 0,0659 gr. de sulfate de baryum, correspondant à 24,16 o/o de métal.

CALCULÉ POUR $(C_{11}H_{20}O_4)_2Ba$	TROUVÉ
24,07	24,16 o/o

Phloïonate d'argent.

Pour préparer ce sel on ajoute avec précaution une solution aqueuse d'acétate d'argent à une solution alcoolique de l'acide.

On lave le précipité, qui s'est formé, à l'eau et à l'alcool, et on le sèche; à l'abri de la lumière, le sel est blanc; exposé à la lumière, il devient rapidement violacé, puis brun; conservé à l'abri de la lumière, il ne s'altère pas.

Il est insoluble dans l'eau et dans l'alcool.

Phloïonate de magnésium.

Lorsqu'on ajoute une solution alcoolique d'un sel de magnésium à une solution alcoolique de l'acide, le liquide reste clair; ce n'est qu'après quelques heures qu'il se forme un précipité cristallin de sel de magnésium.

Détermination quantitative des différents acides contenus dans le liège du Quercus suber.

Il nous serait impossible d'indiquer d'une façon exacte, dans quelle proportion les différents acides que nous en avons extraits, sont contenus dans le liège du *Quercus suber*. Mais comme nous traiterons le liège de l'*Ulmus suberosa* de la même façon que celui du *Quercus suber*, les résultats seront comparables; c'est là l'essentiel.

Nous avons obtenu par la potasse en solution alcoolique 44 o/o d'acides bruts.

Les sels de potassium insolubles dans l'alcool alcalin à froid nous ont fourni 8 o/o d'acide phellonique impur.

Les sels de potassium solubles dans l'alcool alcalin à froid nous ont donné 36 o/o d'acide subérinique impur.

Quant à l'acide phloïonique, nous ne l'avons trouvé qu'en très petite quantité.

II. Analyse du liège de l'Ulmus campestris, var. suberosa.

Nous avons choisi ce liège comme terme de comparaison de préférence à tout autre, parce qu'il se laisse facilement séparer de l'écorce et surtout parce que le microscope permet de constater qu'il présente un tissu subéreux pur; tandis que le liège du *Quercus suber* contient toujours, à côté de cellules subéreuses avec cristaux de cérine, un grand nombre de cellules scléreuses, qui renferment en abondance des matières brunes rougeâtres mal déterminées.

Ayant traité le liège de l'*Ulmus suberosa* de la même façon que le liège du *Quercus suber*, c'est-à-dire par le procédé indiqué p. 78 et suivantes, nous pouvons nous borner à exposer succinctement les résultats de cette analyse.

Nous avons obtenu deux acides bien différents; l'un solide, cristallin, fondant de 95°—96°, l'autre restant mou à la température ordinaire.

L'acide fondant de 95°—96° est soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme bouillant et cristallise en houppes par refroidissement de ses solutions. Son sel de potassium est insoluble dans l'eau.

Son sel de baryum, préparé comme le phellonate de baryum, contient :

0,1056 gr. du sel ont fourni 0,0286 gr. de sulfate de baryum, correspondant à 0,1592 o/o de métal.

Cette proportion est équivalente à celle qui est exigée par le phellonate de baryum, ainsi que le montre la comparaison des chiffres suivants :

CALCULÉ POUR $(C_{22}H_{42}O_3)_2Ba$	TROUVÉ
16,21 o/o	15,92 o/o

Une petite portion de cet acide, additionnée d'une solution alcoolique très diluée d'iode, puis d'acide sulfurique concentré, se colore en rose violacé.

Ce corps est donc identique à l'acide *phellonique* retiré du liège du *Quercus suber*.

L'acide, restant mou à la température ordinaire, est insoluble dans l'eau, très soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, même à froid, insoluble dans l'éther de pétrole. Ses sels de potassium et de sodium sont très solubles dans l'eau et dans l'alcool.

Le sel de baryum de cet acide, préparé par précipitation de son sel de potassium par le chlorure de baryum, comme nous l'avons indiqué pour le sel correspondant de l'acide *subérinique*, a été soumis à l'analyse :

0,1942 gr. du sel ont fourni 0,0634 gr. de sulfate de baryum, correspondant à 19,19 o/o de métal, proportion équivalente à celle qui est exigée pour le subérinate de baryum, ainsi qu'on peut s'en assurer par la comparaison des chiffres ci-dessous :

CALCULÉ POUR $(C_{17}H_{29}O_3)_2Ba$	TROUVÉ
19,59 o/o	19,19 o/o

Comme on peut le remarquer, la quantité de baryum que nous avons trouvée dans ces deux dernières analyses, est un peu inférieure à la quantité qui est exigée par la théorie ; nos résultats ne concordent pas aussi bien que lors des analyses des sels des acides extraits du liège du *Quercus suber*. Cela provient de ce que nous avions alors de grandes quantités d'acides, que nous pouvions aisément purifier ; tandis que l'*Ulmus suberosa* ne nous a fourni que de très petites quantités d'acides, dont la purification a été bien plus difficile.

Nous ne pourrions affirmer que le liège de l'*Ulmus suberosa* contient de la glycérine ; il nous a été impossible d'obtenir une réaction nette nous permettant de conclure avec certitude à la présence de ce corps dans la petite quantité de liquide que nous avons obtenue, en suivant la méthode indiquée page 81.

Nous n'avons pas retrouvé d'acide phloïonique.

Détermination quantitative des acides contenus dans le liège de l'Ulmus suberosa.

Ce liège nous a fourni 8,50 o/o d'acides bruts, dont nous avons retiré 2 o/o d'acide phellonique impur (sels de potassium insolubles dans l'alcool alcalin à froid) et 6,50 o/o d'acide *subérinique* impur (sels de potassium solubles dans l'alcool alcalin à froid).

Le liège de l'*Ulmus suberosa* doit donc renfermer beaucoup moins de subérine que le liège du *Quercus suber*.

Conclusions de la partie chimique.

Nous pouvons résumer comme il suit les principaux résultats obtenus jusqu'ici.

I. *Analyse du liège du Quercus suber.*

Nous avons confirmé l'existence de l'acide phellonique. Parmi les sels que nous avons préparés, signalons comme particulièrement intéressant le sel de potassium qui se gonfle dans l'eau et se colore en rose violacé ou rouge cuivreux sous l'action du chlorure de zinc iodé. L'acide phellonique prend une coloration identique, principalement sous l'action de l'iode et de l'acide sulfurique concentré.

Nous avons aussi obtenu un anhydride de cet acide.

En outre, nous avons retiré de ce liège deux acides nouveaux que nous désignons en attendant que leur constitution chimique soit établie, sous les noms d'acide *subérinique* et *phloïonique*.

Sous l'action de la chaleur, et sans que leur composition centésimale soit changée, l'anhydride phellonique ainsi que l'acide subérinique subissent une modification qui les rend insolubles dans les dissolvants neutres.

II. *Analyse du liège de l'Ulmus suberosa.*

Nous avons démontré que ce liège contient les deux acides principaux que nous avons trouvés dans le liège du *Quercus suber*, à savoir les acides *phellonique* et *subérinique*, mais en quantité beaucoup moindre.

Nous n'y avons pas retrouvé d'acide phloïonique.

Les acides *phellonique* et *subérinique* jouent, sans aucun doute, un rôle important dans la formation de la subérine. On les obtient en si grande quantité après l'action si peu prolongée de la potasse caustique diluée, qu'on peut admettre que leur constitution chimique n'est pas modifiée.

Quant à l'acide phloïonique, nous ne pourrions affirmer qu'il entre comme tel dans la composition de la subérine. En effet nous ne l'avons retrouvé qu'en très petite quantité, et seulement vers la fin des différentes manipulations que nous avons fait subir au tissus subéreux, de sorte qu'il n'est pas impossible que cet acide soit un produit de transformation, d'oxydation par exemple, ou bien d'un élément constitutif de la subérine, ou bien d'un tout autre corps contenu dans le liège. La composition centésimale de l'acide phloïonique plaide, du reste, en faveur de cette hypothèse; il est beaucoup plus oxygéné et moins carboné que les acides phellonique et subérinique.

Certains faits, observés au cours de nos recherches, nous ont amenés à penser que l'action de la potasse caustique sur le liège fournit encore d'autres acides que ceux dont nous avons parlé, peut-être de l'acide stéarique (1). Nous n'avons pas fait jusqu'ici de recherches spéciales à ce sujet; c'est un point dont nous nous réservons de faire l'étude en même temps que celle de la forme sous laquelle la glycérine existe dans le liège.

DEUXIÈME PARTIE.

ÉTUDE MICROGRAPHIQUE DU LIÈGE.

Nous ne considérons pas comme complets les résultats de l'analyse à laquelle nous avons soumis la subérine, et nous ne regardons pas comme terminée l'étude des corps que nous avons isolés.

Néanmoins, nous avons pensé que, les données nouvelles, acquises par nos recherches, étaient susceptibles d'applications à l'étude du tissu que cette substance caractérise.

Nous avons dit que, d'après von Höhnel, la membrane des cellules subéreuses n'est pas homogène; elle est formée de plusieurs lamelles concentriques dont la composition chimique n'est pas identique. Il distingue dans la cloison qui sépare deux cavités cellulaires voisines, cinq couches particulières, à savoir :

1° Une lamelle commune aux deux cellules voisines (lamelle moyenne, Mittellamelle). Elle est composée de lignine;

2° Deux lamelles de subérine;

(1) Kügler : Loc cit.

3° Deux lamelles de cellulose, tapissant du côté interne la paroi de la cavité cellulaire. Ces dernières seraient ordinairement lignifiées.

La lamelle moyenne et la lamelle subéreuse, outre la lignine et la subérine, contiendraient de la cellulose (Cellulosegrundlage).

Telle est, d'après cet auteur, la constitution générale de la paroi des cellules subéreuses. Il admet toutefois des exceptions.

Nous avons dit aussi que Van Wisselingh pense, au contraire, que la lamelle subéreuse ne contient pas de base cellulosique.

Muni de données chimiques un peu plus précises sur la composition de la subérine, nous avons repris, dans le but de les contrôler, les recherches de ces deux auteurs. Voici les principaux résultats de cette étude.

I. *Liège du Quercus suber.*

A. *Tissu à l'état naturel.*

Les cellules subéreuses du *Quercus suber* sont bien connues. Elles sont grandes, régulières, à paroi mince, et d'épaisseur égale sur toutes les faces, ou peu s'en faut. C'est à grande peine qu'on peut y distinguer une lamelle moyenne et deux lamelles subéreuses adjacentes. Cela n'est possible qu'en certains endroits.

Le chlorure de zinc iodé colore toute l'épaisseur de la paroi en jaune.

La phloroglucine et l'acide chlorhydrique lui donnent une coloration rouge uniforme. Il n'est pas possible d'y distinguer la lamelle moyenne, ce qui paraît dû aux jeux de lumière qui y gênent l'observateur, quelle que soit la minceur de la coupe.

Rappelons que ces cellules contiennent presque toutes des cristaux de cérine; ceux-ci ont la forme de bâtonnets et d'aiguilles parfois très longues; ils sont toujours accolés à la face interne de la membrane.

Des séries de cellules scléreuses, imprégnées de matières brunâtres, se rencontrent dans le liège. Notons aussi la présence de couches de cellules à membranes beaucoup plus épaisses que celles qui constituent la grande masse du tissu; elles sont d'ordinaire bien préférables à ces dernières pour l'étude de la membrane.

B. *Liège traité par le chloroforme.*

Le liège complétement extrait par le chloroforme bouillant ne diffère du liège naturel que par l'absence de cérine; l'aspect de la paroi n'est pas modifié.

S'il était vrai, comme le veut KÜGLER, que, par l'extraction au moyen du chloroforme, on enlève à la lamelle subéreuse une certaine quantité de subérine, et que c'est la cellulose interposée qui empêche une action plus profonde du dissolvant, il devrait y avoir une certaine quantité de cellulose mise à nu, et on devrait pouvoir la découvrir au moyen du chlorure de zinc iodé. Or, tel n'est pas le cas; la membrane traitée par ce réactif se colore entièrement en jaune.

C. *Liège traité par le carbonate de sodium.*

Si l'on examine du liège qui a été soumis à une ébullition prolongée dans une solution concentrée de carbonate de sodium, on remarque au milieu des cellules, une membrane plus ou moins chiffonnée et d'épaisseur variable. C'est la lamelle de subérine qui s'est détachée de la lamelle moyenne. Notre FIG. 1 représente un fragment de coupe intéressant une région à membranes minces, traitée de cette manière, puis lavée et colorée par la fuchsine diluée. Ce traitement donne à cette membrane beaucoup de netteté. Le chlorure de zinc iodé la rend aussi très apparente, il la colore en jaune.

Pour la facilité du dessin, nous l'avons toujours figurée en coupe optique, bien qu'on puisse l'observer de face avec la plus grande facilité, quand elle est colorée.

Ce traitement suffisamment prolongé donne de fort belles préparations; il enlève les matières colorantes brunâtres qui imprègnent en quantité plus ou moins forte les cellules subéreuses et surtout les îlots scléreux.

D. *Liège traité par la potasse caustique en solution aqueuse* (40 o/o) *à froid.*

Après avoir fait macérer une coupe de liège pendant plusieurs heures dans une solution aqueuse concentrée de potasse caustique, l'avoir lavée soigneusement, et traitée par le chlorure de zinc iodé, on observe que la lamelle subéreuse se colore plus ou moins rapidement en rose violacé, ou en rouge cuivreux. Cette teinte, ainsi que l'avait déjà fait remarquer VAN WISSELINGH, est toute différente de la teinte bleue que prend dans ce cas la cellulose.

Si, après avoir traité les coupes par la solution de potasse, on les extrait par l'alcool bouillant, avant de les soumettre à l'action du chlorure de zinc iodé, la coloration rose ne se produit plus.

E. *Liège traité par la potasse caustique en solution aqueuse* (40 o/o) *à chaud.*

Lorsqu'on soumet des coupes de liège à l'action de la potasse en solution aqueuse, en les chauffant pendant un instant avec beaucoup de ménagements, on obtient des résultats analogues à ceux que fournit le traitement au carbonate de sodium. Néanmoins, la séparation est moins nette et les lamelles subéreuses sont déchirées, à demi désagrégées; de plus, le chlorure de zinc iodé ne les colore pas en jaune mais en rose.

En traitant ces mêmes coupes pendant quelques instants à l'ébullition, on trouve les lamelles subéreuses complétement désagrégées et en grande partie dissoutes; il reste un carrelage formé par la lamelle moyenne lignifiée, contenant dans ses cases le restant de la lamelle subéreuse. Sur les bords de la coupe et là où les lamelles sont déchirées, les cases sont vides.

La phloroglucine et l'acide chlorhydrique colorent ce réseau en rouge ou en rose, suivant que l'action de la potasse a été plus ou moins prolongée.

Le chlorure de zinc iodé le colore en jaune, à moins que l'action de la potasse ait été fort prolongée; dans ce cas une partie de la lignine a été décomposée, avec mise en liberté de cellulose, et le réseau prend une teinte bleu sale. Par l'action de ce même réactif, les restes de la lamelle subéreuse emprisonnés dans les mailles du réseau se colorent en rose. Si, avant de faire agir le chlorure de zinc iodé, on extrait les coupes par l'alcool bouillant, la coloration rose ne se produit plus. Bornons-nous à constater ce fait dont nous fournirons l'explication plus loin.

Dans les cellules à parois épaisses, on peut distinguer après l'action du chlorure de zinc iodé, la lamelle moyenne colorée en jaune, la lamelle subéreuse en rose, et la lamelle interne(1) en jaune ou en bleu sale, suivant que l'action de la potasse caustique a été plus ou moins prolongée.

F. *Liège traité par la potasse en solution alcoolique à chaud.*

Au lieu d'employer une solution aqueuse de potasse, si l'on fait bouillir les coupes dans une solution alcoolique à 3 o/o, et si l'on traite ensuite à l'eau pour enlever les matières colorantes qui forment avec les alcalis des combinaisons insolubles dans l'alcool, on obtient encore un carrelage formé par la lamelle moyenne des cellules subéreuses.

(1) *Lamelle interne.* Nous préférons cette expression au terme *lamelle cellulosique* (Cellulose-schlauch de von Höhnel), parce que, dans la plupart des lièges, et notamment dans ceux qui nous occupent, cette lamelle est lignifiée.

Ce carrelage se colore encore en rouge pâle sous l'influence de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique. Ces résultats sont comparables à ceux que fournit la potasse en solution aqueuse ; mais les coupes traitées par le chlorure de zinc iodé présentent un aspect tout différent. Ce réactif colore le carrelage en jaune, mais il ne fournit plus, même dans le milieu de la coupe, la coloration rose violacé, que nous avons signalée dans le cas précédent. Ce fait aussi trouvera son explication plus loin.

Comme le montre la FIG. **2**, les coupes ainsi traitées sont très claires, et ne laissent absolument voir aucun détail en dehors de la lamelle moyenne.

G. *Liège traité par l'acide nitrique et le chlorate de potassium.*

C'est le procédé classique de dissociation des cellules, connu sous le nom de *macération de Schultz*.

La FIG. **5** représente une coupe soumise à l'ébullition sur le porte-objets, dans une goutte d'acide nitrique additionnée de chlorate de potassium. On a eu soin d'opérer avec beaucoup de précautions, et de laver la préparation à l'eau avant que la réaction soit complète. La partie supérieure du dessin paraît contenir des cellules subéreuses peu modifiées et simplement écartées les unes des autres, tout en conservant leurs positions relatives. Dans le bas du dessin, au contraire, on remarque quelques cellules entièrement dégagées. En réalité, ces capsules ne représentent pas autre chose que l'enveloppe subéreuse des cellules.

La lamelle moyenne, qui est riche en lignine, a été dissoute d'une façon plus ou moins complète. On voit dans le haut du dessin quelques restes encore lamellaires, au milieu d'une substance d'aspect granuleux, qui résulte de sa désagrégation. Dans le bas, au contraire, la dissociation est complète, et les capsules subéreuses nagent librement dans le liquide.

En faisant arriver le chlorure de zinc iodé sur une coupe de ce genre, après lavage soigné, on voit les restes de la lamelle moyenne se colorer en jaune et à certains endroits en bleu sale. Les capsules subéreuses se colorent en jaune.

Si, après l'action de l'acide nitrique et du chlorate de potassium, on fait agir pendant quelques instants la potasse en solution aqueuse, puis, après lavage, le chlorure de zinc iodé, les restes de la lamelle moyenne se colorent en bleu, et les lamelles subéreuses en rouge cuivreux. Dans les cellules à paroi épaisse, on peut de plus voir la lamelle interne colorée en bleu.

II. *Liège de l'Ulmus campestris, var. suberosa.*

Le tissu du liège de l'*Ulmus suberosa* est constitué de cellules à parois minces, régulières, plus grandes que celles du tissu subéreux du *Quercus suber*. On y distingue certaines couches de cellules à membrane beaucoup plus épaisse. Les cellules scléreuses y font défaut.

Lorsqu'on traite une coupe de ce tissu par le chlorure de zinc iodé, il se colore entièrement en jaune, exactement comme les coupes du *Quercus suber*. De même, par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique la membrane cellulaire se colore en rouge vif. Ce tissu semble donc ne pas contenir de cellulose libre.

L'action de la potasse aqueuse sur ce liège est intéressante. Les cellules à parois minces qui forment sa grande masse, ne paraissent pas modifiées après ébullition dans cette solution; et, lorsqu'on les traite par le chlorure de zinc iodé, on est frappé de constater la présence, sous la lamelle moyenne jaune, d'une lamelle bleue, semblable à la lamelle interne du *Quercus suber*. La lamelle subéreuse semble donc y faire défaut, ou tout au moins y être très mince.

Au contraire, les cellules à parois épaisses présentent une membrane subéreuse assez puissante, colorée en rose violacée, et tapissée elle-même d'une membrane interne colorée en bleu. Ces résultats concordent avec ceux de l'analyse chimique du tissu subéreux de l'*Ulmus*; si les cellules fortement épaissies possèdent seules une lamelle subéreuse, la quantité de subérine contenue dans ce liège doit être extrêmement faible.

III. *Examen microscopique des cristaux de phellonate de potassium.*

Ce sel ayant une grande importance au point de vue des caractères microchimiques des tissus subéreux, nous avons jugé utile d'en faire une étude spéciale.

Les FIG. **6** à **11** représentent diverses formes de cristaux. La forme fondamentale paraît être celle de lamelles elliptiques; la FIG. **11** en représente quelques-unes. C'est surtout au début de la cristallisation sur porte-objets que nous les avons rencontrées. Mais elles se modifient rapidement; les formes irrégulières de la FIG. **7** apparaissent bientôt. A mesure que le porte-objets se refroidit, on voit ces lamelles grandir et surtout se grouper; elles forment parfois des rosettes semblables à la FIG. **8**, surtout quand elles atteignent un certain volume. Mais très souvent les molécules montrent une

tendance à se grouper autour d'un grand nombre de centres, et il se forme alors des dendrites composées de fines lamelles ou aiguilles, souvent courbes, FIG. 6.

La FIG. 9 représente deux sphéro-cristaux obtenus par le refroidissement d'une assez grande quantité d'une solution de phellonate dans un cristallisoir, et non sur porte-objets. Ils présentent une structure radiée qui est parfois d'une telle finesse qu'il faut d'excellents objectifs pour la distinguer.

Ces caractères morphologiques des cristaux ne présentent pas pour nous un bien grand intérêt; mais il est deux de leurs propriétés qui sont plus intéressantes et plus importantes au point de vue qui nous occupe. C'est la propriété qu'ils possèdent de se gonfler par l'eau sans s'y dissoudre, et celle de se colorer d'une façon toute spéciale par le chlorure de zinc iodé.

En faisant arriver de l'eau sur un sphéro-cristal mis au point au microscope, on le voit subir presque brusquement une dilatation souvent énorme, mais qui varie notablement d'un cristal à l'autre. Les FIG. 8 et 10 représentent le même groupe de deux sphéro-cristaux soudés, dessinés à la chambre claire, sous le même grossissement, avant et après l'action de l'eau. Le petit s'est gonflé proportionnellement beaucoup plus que le gros; il s'est même produit plusieurs crevasses à sa superficie, phénomène qui se présente souvent.

Ce gonflement des cristaux n'est pas suivi de dissolution; le phellonate de potassium est insoluble dans l'eau.

Traités par le chlorure de zinc iodé, les cristaux de phellonate prennent une coloration rose violacé, qui passe ensuite au rouge cuivreux. Cette coloration est identique à celle que prennent les lamelles subéreuses des cellules du liège.

L'eau décolore rapidement ces cristaux.

Nous avons examiné aussi l'action du chlorure de zinc iodé sur le phellonate de cuivre; il ne possède pas la propriété de se colorer en rose violacé par le chlorure de zinc iodé, il prend une coloration jaune brun, peu caractéristique.

L'acide phellonique présente la même réaction que le phellonate de potassium, quoique avec moins de netteté.

Les acides subérinique et phloïonique ne prennent pas de coloration sous l'action de ce réactif.

Les sphéro-cristaux de phellonate de potassium agissent fortement sur la lumière polarisée; ils présentent une croix noire très grande, semblable à celle des grains de fécule.

L'interposition d'une lamelle de gypse y produit de splendides colorations d'interférence. Ces phénomènes sont surtout remarquables sur les sphéro-cristaux gonflés par l'eau aussitôt après l'arrivée de ce liquide; mais après quelques temps ils s'évanouissent complétement

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

La comparaison et l'étude attentive des faits que nous avons exposés dans les pages précédentes nous ont suggéré une série de remarques et de déductions, que nous présenterons au lecteur sous forme de thèses, en indiquant brièvement les raisons qui nous permettent de les énoncer.

Première thèse. — La coloration produite par le chlorure de zinc iodé dans la lamelle subéreuse, traitée au préalable par la potasse caustique en solution aqeuse, est due à la présence du phellonate de potassium.

En voici quelques preuves.

1° Le phellonate de potassium traité par le chlorure de zinc iodé prend une coloration rose violacé qui passe au rouge cuivreux, exactement semblable à celle que prennent les restes de la lamelle subéreuse traitée par la potasse en solution aqueuse.

2° Traités par l'eau, les cristaux de phellonate se décolorent assez rapidement; les membranes, traitées successivement par la potasse en solution aqueuse et le chlorure de zinc iodé, perdent également leur coloration dans l'eau.

3° Si l'on traite une coupe par la potasse en solution alcoolique à chaud, il se forme, comme par la potasse en solution aqueuse, du phellonate de potassium aux dépens de la subérine; mais ce sel étant très soluble dans l'alcool chaud, les membranes subéreuses disparaissent rapidement et complétement; le restant de la coupe ne comprend que des alvéoles limitées par la lamelle moyenne lignifiée, alvéoles qui sont complétement vides et dans lesquelles le chlorure de zinc iodé ne colore plus rien.

De même, lorsqu'on lave à l'alcool bouillant une coupe traitée au préalable par la potasse en solution aqueuse, on n'obtient plus de coloration avec le chlorure de zinc iodé; ce qui s'explique facilement si l'on admet que cette dernière réaction des membranes subéreuses est due au phellonate de potassium insoluble dans l'eau mais soluble dans l'alcool chaud. Cette preuve nous paraît péremptoire. Remarquons en effet que les membranes non subéreuses, auxquelles le chlorure de zinc iodé donne une coloration jaune,

bleu ou violacée, etc., prennent encore cette coloration après qu'on les a traitées par l'alcool bouillant. Ces teintes sont dues à des corps insolubles dans l'alcool.

Il faut donc considérer comme une réaction microchimique caractéristique de la subérine la coloration rouge-violacé qui se produit après l'action de la potasse et du chlorure de zinc iodé, mais qui ne se montre plus si avant de faire agir ce dernier réactif on traite l'objet par l'alcool bouillant.

Deuxième thèse. — Contrairement à l'opinion de VON HÖHNEL, *la lamelle subéreuse, au moins chez le* QUERCUS SUBER *et l'*ULMUS SUBEROSA, *ne contient pas de cellulose en quantité appréciable.*

En effet :

1° Le chlorure de zinc iodé, après l'action de la potasse en solution aqueuse, colore cette lamelle en *rose violacé*, et non en bleu. Cette coloration nous a toujours paru absolument différente de celle des membranes cellulosiques. C'est bien à tort, pensons-nous, que VON HÖHNEL attribue la teinte très légèrement violacée — mais bien plus rose que violacée — à la présence de la cellulose. Nous avons dit que cette teinte est identique à celle que prend le phellonate de potassium sous l'action du chlorure de zinc iodé.

2° Nous savons que le phellonate de potassium, auquel est due la coloration rose violacé, est soluble dans l'alcool. Si donc on traite par le chlorure de zinc iodé une coupe préalablement chauffée dans une solution alcoolique de potasse, ou bien dans la potasse aqueuse, puis lavée à l'alcool, en un mot une coupe débarrassée de phellonate, les restes de la lamelle subéreuse, si celle-ci contenait de la cellulose, devraient se colorer en bleu. Or, ces restes se colorent en jaune; rien n'y décèle la présence de la cellulose.

Les indices sur lesquels VON HÖHNEL se fonde pour admettre la présence de la cellulose dans la lamelle subéreuse, sont loin d'être concluants. Après avoir traité les cellules par l'acide chromique ou la potasse caustique, il constate que ce qui reste de la lamelle subéreuse prend une coloration *rouge violet* (schön und rein *Roth violett* mit Chlorzincjod zum Beweise des Cellulosegehaltes der Suberinlamelle), qu'il attribue à la présence de la cellulose, dégagée sans doute par l'action de l'acide chromique, ou de la potasse.

Cette conclusion manque de rigueur; en réalité, cette coloration n'est pas du tout la coloration caractéristique de la cellulose. Dans le cas du traitement par la potasse, elle est due au phellonate de potasse. Dans celui de l'acide chromique, elle est très probablement causée par l'acide phellonique libre, corps qui, lui aussi, prend une teinte rose violacé par le chlorure de zinc iodé.

Il suffit, en effet, après l'action de l'acide chromique, de traiter les coupes par l'alcool bouillant pour que la coloration rose ne se produise plus.

Mais von Höhnel a cherché à contrôler les données fournies par les deux modes de traitement, en tentant d'enlever la prétendue cellulose à l'aide du réactif de Schweitzer. Et, de fait, après l'action du réactif cuivrique, le chlorure de zinc iodé ne donne plus aux restes de la lamelle subéreuse la coloration rose violacé en question, mais seulement une coloration jaunâtre. Ce résultat au premier abord semble démonstratif et très favorable à la manière de voir de von Höhnel. Mais en réalité il ne démontre absolument rien. La disparition de la coloration rose violacé après l'action de la solution cupro-ammonique s'explique très naturellement; en effet, cette action a pour résultat la formation d'un *phellonate de cuivre* qui n'a pas du tout les mêmes propriétés que le phellonate de potassium. Nous avons déjà dit que le chlorure de zinc iodé ne lui communique pas la coloration rose violacé, mais une coloration jaune brunâtre absolument différente et peu caractéristique. Il n'est donc pas étonnant que le chlorure de zinc iodé ne produise plus la coloration rose violacé après le réactif de Schweitzer, mais cela n'indique nullement la présence de la cellulose.

Si cette substance existe dans la membrane subéreuse, ce ne peut être qu'en proportion infinitésimale.

Troisième thèse. — Contrairement à l'opinion de divers auteurs, on ne peut considérer la subérine comme une graisse.

Ainsi que nous l'avons dit dans notre aperçu historique, Chevreul, Payen, von Höhnel considèrent la subérine comme un corps gras, ou une graisse. Kügler surtout se prononce catégoriquement dans ce sens : pour lui, la subérine est une graisse dans le *sens exact* du mot.

C'est la présence de la glycérine, parmi les produits obtenus par l'auteur au moyen de la potasse caustique sur le liège, qui lui fait adopter cette manière de voir. Malgré l'insolubilité du produit et quoiqu'il ne soit nullement démontré que la glycérine soit combinée aux acides subérogéniques, nous ne nous refusons pas à supposer que la glycérine fait partie de la combinaison ou du mélange qu'on appelle subérine, et nous nous garderons d'affirmer que la subérine n'est pas un glycéride; cela est possible.

Mais, quoi qu'il en soit, nous ne saurions accepter le terme *graisse*, que Kügler voudrait lui voir appliquer *dans le sens exact* du mot.

En effet, 1° la subérine est insoluble dans tous les dissolvants des graisses.

2° Elle est infusible ou peu fusible; on peut chauffer les lamelles subéreuses jusqu'à 290°, sans apercevoir de fusion. Or, les graisses ont des points de fusion relativement bas : le tristéarate de glycéryle fond à 63°, les autres graisses ont des points de fusion ordinairement moins élevés.

Mais pour expliquer comment il se fait que cette graisse ne se laisse pas enlever par les dissolvants ordinaires de ces corps, Kügler admet que dans la lamelle subéreuse les molécules de graisses sont enfermées (eingeschlossen liegen) entre les molécules de cellulose, et que celles-ci empêchent le dissolvant d'entrer en contact avec la graisse.

Nous avons dit plus haut pour quelles raisons nous pensons qu'il n'y a pas de cellulose dans la lamelle subéreuse. Mais quand même il y en aurait, elle ne pourrait, eu égard à la façon dont se comporte la lamelle subéreuse, expliquer l'insolubilité de la subérine, si celle-ci était une graisse dans le sens exact du mot. En effet, il est impossible de déceler dans la lamelle subéreuse, soit de la cellulose, soit de la graisse. On ne peut admettre que la cellulose et la graisse soient mélangées de telle façon que les molécules de cellulose empêchent les dissolvants et les réactifs d'agir sur la graisse, et que les molécules de graisse empêchent les dissolvants et les réactifs d'agir sur la cellulose. L'un des deux corps doit l'emporter sur l'autre, on doit pouvoir le reconnaître.

De plus, lorsqu'on traite le liège par une solution, même très diluée, de potasse caustique (réactif qui n'a pas d'action chimique sur la cellulose), on parvient rapidement à enlever toute la subérine.

Pour que la cellulose puisse empêcher le dissolvant d'arriver jusqu'à la graisse, et que les molécules de graisse puissent être ainsi enfermées entre les molécules de cellulose, il faudrait que celle-ci prédominât dans la lamelle subéreuse; or cela n'est pas possible. En effet, le *liège* du *Quercus suber* fournit 44 o/o d'acides subérogéniques. Ce même liège contient, d'après Fremy 12 o/o, d'après Kügler, 22 o/o de cellulose(1). Même en admettant ce dernier chiffre comme exact, on comprendra facilement que la lamelle subéreuse, qui *seule* contient les acides subérogéniques, ne peut contenir que relativement peu de cellulose; et dans ces conditions il est impossible que ce corps empêche les dissolvants de dissoudre les graisses qui s'y trouveraient mêlées.

(1) Ces chiffres sont certainement trop élevés. Par l'action des alcalis ces auteurs ont décomposé une partie de la *lignine*, et de la cellulose a été mise en liberté. Le liège du *Quercus suber* ne contient vraisemblablement pas de cellulose libre.

Il est donc inadmissible que la lamelle subéreuse soit constituée d'un mélange de graisse et de cellulose. S'il y a mélange de cellulose et d'un autre corps, celui-ci doit être insoluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, etc.

Pour nous, la subérine est ou bien un mélange d'éthers composés, peu fusibles, insolubles dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, etc., ou bien un produit de combinaison, de condensation ou de polymérisation des acides subérogéniques ou de leurs dérivés. Nous avons, en effet, obtenu par la chaleur, tant sur l'acide subérinique que sur l'acide phellonique, des corps peu fusibles, insolubles dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, et se laissant inprégner par ce dernier liquide tout comme la subérine.

Les acides subérinique et phellonique contiennent trois atomes d'oxygène. A côté de la fonction acide, ils en possèdent donc une autre; ils peuvent être alcool, aldéhyde, acétone, etc., ce qui fait entrevoir la possibilité de la formation de différents composés par éthérification, polymérisation, condensation, etc.

Quoi qu'il en soit, que la lamelle subéreuse contienne de la cellulose ou n'en contienne pas, que les acides subérogéniques s'y trouvent à l'état d'éther, composés ou sous toute autre forme, nous ne pouvons admettre que ce soit sous une forme soluble dans les dissolvants carbonés, et que la subérine soit une graisse dans le sens exact du mot.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Quercus suber.

FIG. **1**. Coupe traitée par le carbonate de sodium, puis par le chlorure de zinc iodé. Les lamelles subéreuses se sont détachées de la lamelle moyenne et plus ou moins chiffonnées dans l'intérieur de la cellule; elles étaient colorées en jaune. La lamelle interne, si elle existe dans ces cellules, a dû se laisser chiffonner avec la lamelle subéreuse; mais elle n'était pas visible. *lm*, lamelle moyenne; *ls*, lamelle subéreuse rétractée.

FIG. **2**. Coupe traitée par la potasse alcoolique à chaud. Les lamelles subéreuses ont disparu; il ne reste qu'un carrelage formé par la lamelle moyenne, *lm*.

FIG. **3**. Coupe traitée d'abord par la macération de Schultz diluée et pendant un temps très court; puis par la potasse aqueuse à chaud et ensuite par le chlorure de zinc iodé. La partie gauche de la figure correspond à une couche de cellules à membranes épaisses. On y distingue très nettement les trois enveloppes. L'enveloppe subéreuse est formée d'un certain nombre de feuillets emboîtés qui tous avaient pris la coloration rouge cuivré, caractéristique de la subérine. Dans certaines de ces cellules cette enveloppe était fort altérée; dans la cellule inférieure à gauche, par exemple, l'espace compris entre la lamelle interne et la lamelle moyenne ne contenait que des granules rougeâtres. La partie droite de la coupe correspond à du liège à membrane mince. On n'y voit rien que des restes de la membrane subéreuse, dans les alvéoles formées par la membrane moyenne. Partout la membrane moyenne était colorée en jaune — si l'acide nitrique avait agi plus longtemps, elle aurait pu devenir bleue. La lamelle interne présente une coloration bleue très caractéristique. *li*, lamelle interne; *lm*, lamelle moyenne; *ls*, lamelle subéreuse.

FIG. **4**. Gr. : obj. imm. homog., oc. 8. Coupe traitée par la potasse aqueuse à chaud, pendant peu de temps. Les membranes étaient extrêmement minces dans cette région; aussi même avec l'objectif apochromatique à immersion homogène, la lamelle moyenne et la lamelle subéreuse se distinguaient-elles fort difficilement. En certains points cependant, on voyait des lambeaux de cette dernière détachés de la lamelle moyene. *lm*, lamelle moyenne; *ls*, lamelle subéreuse; *cc*, cristaux de cérine.

FIG. **5**. Gr. : obj. 1/12, oc. 4. Coupe traitée quelques instants par la macération de Schultz. La réaction a été arrêtée avant d'être complète. Elle est complète dans la partie inférieure de la figure, où la lamelle moyenne est entièrement détruite. Les capsules de subérine se trouvent complétement isolées dans cette région.

Dans le haut de la figure la dissolution de la lamelle moyenne est incomplète; il en reste des granules ou même des lambeaux encore nets. *lm*, restes de la lamelle moyenne; *ls*, lamelle subéreuse.

FIG. **6.** Gr. : obj. 1/12, oc. 4. Cristaux courbes de phellonate de potassium, groupés en dendrites.

FIG. **7.** Cristaux de phellonate de potassium, obtenus sur porte-objets par refroidissement d'une solution alcoolique additionnée de glycérine.

FIG. **8.** Cristaux analogues se groupant en rosettes.

FIG. **9.** Deux sphéro-cristaux soudés de phellonate de potassium, examinés dans l'alcool.

FIG. **10.** Les deux même sphéro-cristaux après l'addition d'une goutte d'eau. Ces deux dessins pris à la chambre claire, donnent une idée du gonflement que l'eau fait subir à ces corps.

FIG. **11.** Cristaux aciculaires de phellonate de potassium.

N. B. Tous ces cristaux étaient colorés en rouge cuivré par le chlorure de zinc iodé.

BIBLIOGRAPHIE

Brugnatelli : Elementi di chimica, t. II, p. 106. Traduction allemande. Crells Annalen, B. I, 1787.

Bouillon La Grange : Extrait de deux mémoires sur le liège. Annales de chimie, série I, tome XXIII, 1797.

Fourcroy : Système des connaissances chimiques, t. VIII, 1801.

Chevreul : De l'action de l'acide nitrique sur le liège. Annales de chimie, série I, t. 62, 1807.

Chevreul : Mémoire sur le moyen d'analyser plusieurs matières végétales et le liège en particulier. Annales de chimie, série I, t. 96, 1815.

Bussy : Journal de pharmacie, t. VIII, 1822.

Boussingault : Journal de chimie médicale, de pharmacie, etc., série II, t. II, 1836.

Döpping : Chemische Untersuchung der Rinde der Korkeiche. Annalen der Chemie und Pharmacie, B. 45, 1843.

Mitscherlich : Ueber die Zusammensetzung der Wand der Pflanzenzelle. Annalen der Chemie und Pharmacie, B. 75, 1850.

Siewert : Zur Kenntniss der Korksubstance. Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, B. 30, 1867.

Payen : Comptes rendus, 1re série, 1868.

Mathieu : Flore forestière, 1877.

Fr. von Höhnel : Ueber den Kork und die verkorkten Gewebe überhaupt. Sitzungsberichte der Kais. Academie der Wissenschaften. Abtheilung I, B. LXX,VI, 1877.

Fremy et Urbain : Études chimiques sur le squelette des végétaux. Journal de pharmacie et de chimie, 5me série, t. V, février, 1882.

Kügler : Ueber das Suberin. Inaugurale Dissertation der mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät der Universität Strassburg, 1884.

Van Wisselingh : Sur la paroi des cellules subéreuses. Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles, t. XII, 4me livraison, 1888.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 67
Aperçu historique 68

PREMIÈRE PARTIE.

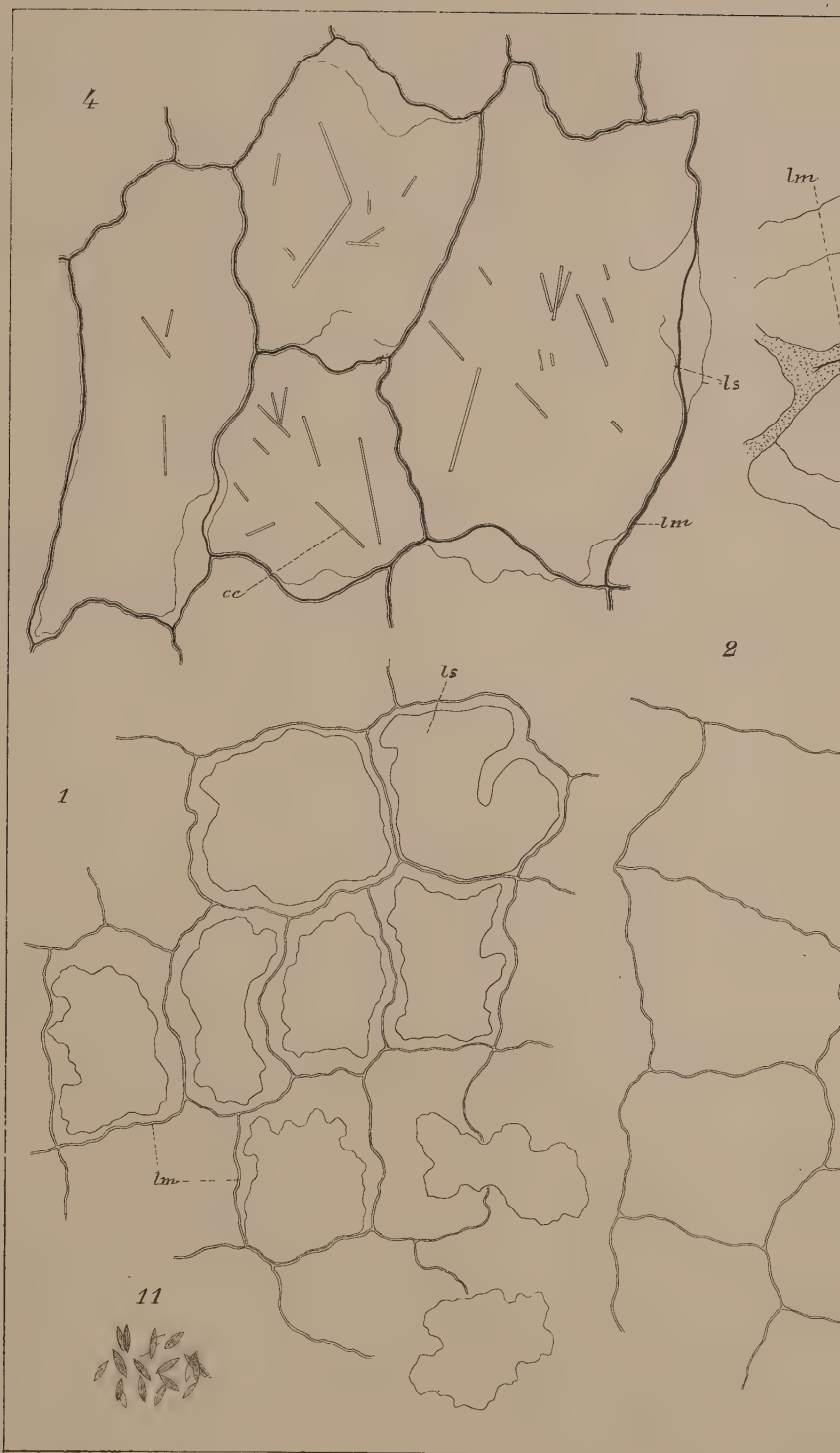
Recherches chimiques.

I. Analyse du liège du *Quercus suber* 77
Essais préliminaires. Résultats 77
Description du procédé d'analyse 78
Tableau résumé 82
Description et propriétés des acides subérogéniques, de leurs sels, etc. 83
Acide phellonique 83
Anhydride phellonique 85
Phellonate de potassium 87
» de baryum 88
» d'argent 88
Acide subérinique 89
Subérinate de potassium 90
» de baryum 91
» d'argent 91
» de calcium magnésium, plomb . . . 91
Acide phloïonique 91
Phloïonate de potassium 93
» de baryum 93
» d'argent 93
» de magnésium 93
Détermination quantitative des différents acides contenus dans le liège du *Quercus suber* 94
II. Analyse du liège de l'*Ulmus suberosa* 94
Procédé d'analyse. Résultats 94
Détermination quantitative des différents acides contenus dans le liège de l'*Ulmus suberosa.* 96
Conclusions de la partie chimique 96
Analyse du liège de *Quercus suber* 96
» de l'*Ulmus suberosa.* . . . 96

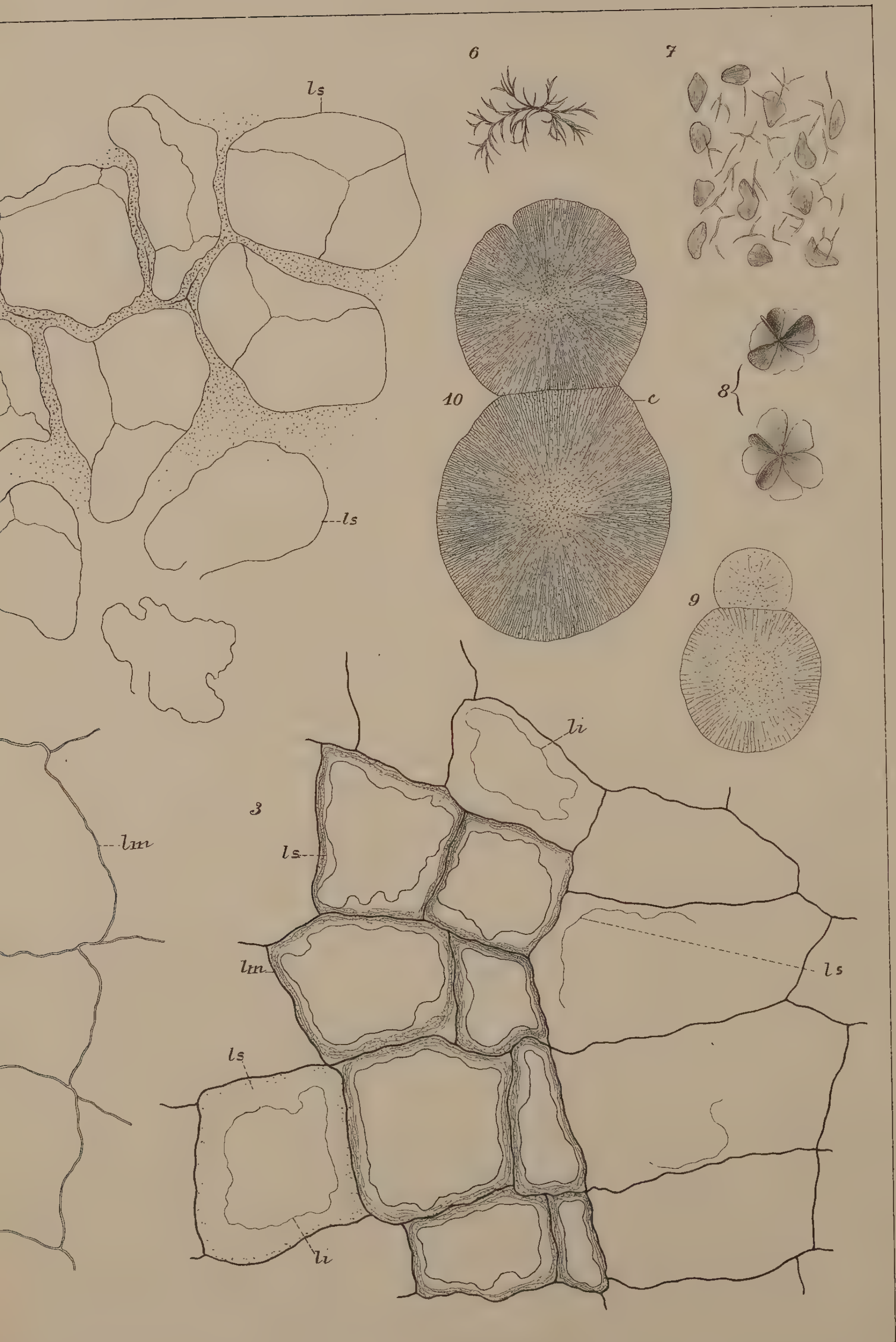
DEUXIÈME PARTIE.

Étude micrographique du liège.

I. Liège du *Quercus suber* 98
A. Tissu à l'état naturel 98
B. Liège traité par le chloroforme 98
C. » par le carbonate de sodium 99
D. » par la potasse caustique en solution aqueuse à froid. 99
E. » » » chaud. 99
F. » par la potasse en solution alcoolique à chaud , 100
G. » par l'acide nitrique et le chlorate de potassium . 101
II. Liège de l'*Ulmus campestris, var. suberosa* . . . 101
III. Examen microscopique des cristaux de phellonate de potassium . 102
Remarques et conclusions. 104
Première thèse 104
Deuxième thèse 105
Troisième thèse 106
Explication de la planche. 109
Bibliographie 111



Eug Gilson, ad nat del



th Ch. Dumont

Fº Giele sc

Recherches sur les cellules sécrétantes.

I

LA SOIE & LES APPAREILS SÉRICIGÈNES

I. LÉPIDOPTÈRES

PAR

Gustave GILSON

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 31 *juin* 1890.*)*

RECHERCHES SUR LES CELLULES SÉCRÉTANTES

INTRODUCTION.

Nous commençons dans ces pages la publication d'une série d'observations sur les cellules sécrétantes et, en particulier, sur le mécanisme par lequel ces cellules excrètent les substances qu'elles élaborent.

Nos recherches ont eu pour objet les organes les plus divers et les espèces les plus variées.

Maintes fois, il est vrai, d'autres travaux nous ont contraint à les interrompre ; aussi nos résultats sont-ils incomplets sur beaucoup de points, même sur ceux qui nous ont fourni les observations les plus intéressantes.

C'est pourquoi nous avons renoncé à l'idée de publier en un seul mémoire l'ensemble des données que nous avons recueillies, depuis plus de sept années que notre attention a été portée sur cette question importante, qui intéresse à la fois la physiologie et l'anatomie cellulaires.

Ce n'est qu'après avoir complété et contrôlé nos observations anciennes sur chacune des variétés de sécrétion que nous en rédigerons l'exposé et la critique, pour les publier successivement et sans nous attacher à les grouper dans un ordre logique, jusqu'au moment où il nous sera permis de formuler des conclusions générales.

Ce travail ne sera donc pas divisé en espèces et en groupes naturels, mais en variétés de cellules, ou en variétés de sécrétion. Autant que possible l'étude de chaque variété sera toujours faite chez plusieurs espèces, car la comparaison est le seul guide capable de nous orienter dans le dédale des variétés de structure de la cellule et de ses manifestations vitales.

I.

La soie et les appareils sériciGènes.

On connaît divers types de glandes produisant de la soie; citons, pour en faire ressortir la diversité, deux formes bien connues des zoologistes : les glandes filières cylindriques des lépidoptères et les acini piriformes des aranéides.

Il en existe bien d'autres variétés encore; nous en étudierons quelques-unes.

I. Glandes sériciGènes des lépidoptères.

Aperçu sur les recherches de Helm *et de ses prédécesseurs.*

Nous croyons inutile de faire l'historique complet de la question; nous nous bornerons à mentionner l'excellent résumé qu'en a donné F. E. Helm dans son travail sur les glandes filières (1). On y trouvera l'indication des principaux résultats des recherches anatomiques et histologiques publiées par de nombreux auteurs, depuis Malpighi, à qui l'on doit la première description complète de ces organes. Nous donnons à la fin de ce travail la liste bibliographique de ces auteurs.

Le travail de Helm lui-même est, sans aucun doute, le plus important de ceux qui ont abordé le sujet au point de vue histologique. Il étudie la forme et la grandeur du noyau des cellules glandulaires, ainsi que leurs variations au cours du développement de la larve. Sa description des tuniques qui constituent la paroi de l'organe est plus détaillée que celle de ses devanciers. Mais ses investigations sur les glandes annexes du système sériciGène, décrites par de Filippi, constituent la partie la plus neuve de son travail. La description qu'il en donne est très exacte au point de vue anatomique; mais les indications histologiques qu'elle contient sont très sommaires.

(1) Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren; Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. XXVI, 1876.

Il fait remarquer que Cornalia, à en juger par ses figures, ne doit pas avoir eu sous les yeux l'organe entier, appelé par de Filippi *glandes acineuses*, mais seulement le canal excréteur chitinisé de ces glandes.

Au point de vue histologique et surtout cytologique, on peut reprocher à ce mémoire d'être vague et peu détaillé. Mais pour le juger avec équité, il est nécessaire de tenir compte des progrès étonnants qu'ont réalisés la technique microscopique et la cytologie depuis quinze ans. Nous aurons l'occasion, dans les pages qui suivent, de faire quelques remarques au sujet de certaines de ses descriptions.

Disposition anatomique des organes.

L'appareil producteur de la soie se compose de deux longs tubes glandulaires qui s'étendent dans la cavité périviscérale de la larve, sur les côtés et au-dessous du tube digestif. Ils s'avancent en se pelotonnant jusqu'à la partie postérieure du corps.

On distingue dans chacun d'eux une partie postérieure, mince et capricieusement pelotonnée, une partie moyenne, beaucoup plus épaisse et qui décrit une ou deux anses en forme d'U à branches rectilignes, Pl. I, fig. 1, et enfin un segment antérieur qui de part et d'autre se dirige obliquement en avant et en dedans, tout en s'amincissant beaucoup. Ces deux dernières portions se rencontrent sur la ligne médiane et s'y fusionnent en un canal unique, le tube fileur.

Sur le trajet des deux tronçons antérieurs on rencontre deux glandes annexes, de forme irrégulière et variable d'une espèce à l'autre, dont le canal excréteur mince débouche dans les tubes séricigènes aux environs de leur point d'union. Nous avons pourtant constaté que cet abouchement se fait parfois un peu au-dessus de ce point d'union, c'est-à-dire dans le tube fileur impair.

C'est à de Filippi (1854) que nous devons la première description des glandes annexes de l'appareil séricigène. Toutefois, il est juste de dire que Lyonet en 1762 les avait déjà découvertes et figurées dans son célèbre *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule*, chef d'œuvre de dissection et de gravure. Il les appelle « corps bulbeux au moyen duquel « les deux vaisseaux soyeux sont réunis en cet endroit sans s'aboucher (1) ». Ses dessins ne laissent aucun doute dans l'esprit de celui qui a disséqué

(1) Lyonet : Op. cit., p. 602.

une larve de *Cossus* : ce corps bulbeux correspond aux deux glandes annexes réunies. Mais, comme il n'a pas reconnu les relations qu'elles affectent avec les tubes séricigènes, nous croyons plus juste de leur donner le nom du naturaliste italien, qui le premier a reconnu le caractère glandulaire de ces organes et leurs rapports naturels : nous les appellerons *glandes de* Filippi.

Le tube fileur se dirige directement en avant et s'engage dans une sorte de canule qui est très saillante à la surface ventrale de la lèvre inférieure. Il s'avance au sommet de ce tube chitineux, très étroit, mais encore trop large cependant pour loger le fil de soie qui en sort, ainsi que Helm l'a déjà fait remarquer.

Vers le milieu de sa longueur, le tube fileur présente un renflement cylindrique qui constitue un appareil très curieux et compliqué, que nous décrirons plus loin.

On voit, d'après ces rapports de l'appareil séricigène avec la surface du corps, que c'est bien à tort que l'on range, parfois, encore aujourd'hui, ces organes dans la catégorie des glandes buccales ou même salivaires. C'est un appareil tout spécial, s'ouvrant à la surface de la lèvre inférieure, à une assez grande distance de la cavité buccale, avec laquelle il n'a aucun rapport direct.

Nous étudierons successivement la structure des deux tubes glandulaires, celle des glandes de Filippi et celle du canal commun ou canal fileur avec son appareil spécial ; puis nous exposerons les résultats des expériences et des recherches que nous avons entreprises sur le fonctionnement de ces diverses parties du système séricigène.

I. Structure.

A. Tubes glandulaires.

Méthode.

L'examen des organes montés en tronçons entiers est d'une utilité assez restreinte. Nous y avons eu recours pour l'étude des noyaux. La glande extirpée à sec, était plongée dans l'alcool à 80° saturé d'anhydride sulfureux, puis sectionnée en tronçons, lavée, colorée au vert de méthyle neutre additionné d'une trace d'éosine, et montée dans la solution glycérinée ou dans la gélatine.

Les coupes sont indispensables, surtout les coupes longitudinales. Après quelques tâtonnements, nous nous sommes arrêté à la méthode suivante :

La larve étant anesthésiée par les vapeurs de chloroforme, nous pratiquons avec un scalpel fin une petite incision sur le dos entre les deux derniers anneaux. Une canule à injection est introduite par cet orifice dans la cavité périviscérale; on l'y maintient en comprimant sur elle l'avant-dernier anneau du corps par une forte ligature. Puis nous injectons par cette canule une quantité suffisante de la liqueur fixante pour dilater fortement l'animal. Après l'avoir maintenu quelque temps sous l'influence de la pression du liquide injecté, nous jetons la larve dans le même réactif, où elle séjourne de 20 à 30 minutes.

Nous avons fait usage soit de la solution mercurique en usage dans notre laboratoire, et dont nous avons donné la formule en 1884(1), soit d'une solution que nous étudions encore en ce moment, et qui, dans ces recherches sur les glandes séricigènes, nous a fourni de très bons résultats pour la conservation et surtout pour la consistance; on n'ignore pas que ces organes sont très sujets à devenir cassants pendant les opérations de l'enrobage.

Voici la formule de cette solution :

Acide acétique glacial. . .	5 cc.
Acide nitrique à 46° . . .	5 cc.
Alcool à 80°	100 cc.
Eau distillée.	300 cc.
Chlorure de zinc sec . . .	20 gr.

En suivant ce mode opératoire nous obtenons des préparations bien plus belles qu'en fixant les objets après la dissection de la larve.

Dans certains cas, nous extirpons les organes de l'animal fixé de cette manière et nous les sectionnons en tronçons pour les enrober séparément; mais très souvent aussi, nous nous bornons à sectionner le corps de la larve en tronçons que nous débitons ensuite tout entiers en coupes microtomiques.

La méthode par injection est excellente pour l'étude anatomique des larves, et nous la pratiquons aussi pour beaucoup d'autres animaux. Le liquide injecté dilate les tuniques cutanées et, en s'insinuant entre les organes, il les sépare les uns des autres et laisse ensuite la voie ouverte à

(1) G. Gilson : Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes; La Cellule, T. I, 1er fascicule, p. 57.

tous les liquides laveurs, colorants, etc., qui leur succèdent. Au contraire, si l'on se contente de plonger les pièces dans le réactif fixateur, il se produit partout de solides coagulums sanguins, qui font adhérer les organes les uns aux autres et les emprisonnent dans une masse difficile à imprégner.

La méthode combinée de l'imprégnation par le collodion, suivie de l'enrobage à la paraffine, nous a fourni des objets beaucoup mieux conservés que l'enrobage simple. Nous imprégnons les pièces de collodion ordinaire, soit en les y laissant séjourner au moins 24 heures, soit en accélérant la pénétration par l'action de la chaleur.

Ce dernier procédé est même préférable à l'autre. On place la pièce dans une quantité suffisante de collodion et on la fait bouillir avec ménagement dans un tube à essai, jusqu'à réduction du liquide à 1/3 de son volume primitif. Puis on la retire, on la débarrasse le mieux possible du collodion qui la recouvre et on la jette dans le chloroforme, où elle doit séjourner au moins une heure.

L'élévation de la température n'est pas nuisible ; elle est faible du reste, car elle n'atteint pas même le point de fusion de la paraffine. Elle a pour effet d'activer la pénétration et de fournir, à la fin de l'opération, une pièce imprégnée d'un collodion très épais, qui perd moins en volume que le collodion ordinaire en se coagulant dans le chloroforme. Cette modification de l'enrobage combiné indiqué par Fabre-Domergue (1), nous a permis d'obtenir d'excellentes coupes transversales d'une larve de *Cossus ligniperda* grosse comme le doigt, deux heures après la mort de l'animal. Il est toutefois préférable, en général, de consacrer plus de temps à la suite des opérations.

La coloration sur porte-objets par le vert de méthyle et divers colorants du protoplasme nous réussit mieux que la coloration en bloc ; dans ce dernier cas, nous employons soit le carmin aluné, soit les carmins alcooliques.

A. Structure.

La paroi des portions moyenne et postérieure des tubes glandulaires présente à peu près la même structure. Celle de la portion antérieure présente quelques particularités. Cette dernière paraît simplement conductrice, tandis que les autres constituent la portion productrice de la glande.

(1) Fabre-Domergue : Premiers principes du microscope. Paris, Asselin. 1889, p. 161.

1° *Portion postérieure ou productrice.*

La paroi y est formée de grandes cellules aplaties, contenant un noyau ramifié. Ces éléments sont bien connus; ils ont été figurés depuis longtemps, aussi bien dans les traités didactiques (1) que dans les mémoires spéciaux.

C'est en examinant des tronçons de glandes montés tout entiers, ou des coupes longitudinales tangentielles, que l'on étudie le mieux la forme de ces cellules et de leurs noyaux.

Noyau.

De telles préparations permettent de constater que la forme des noyaux n'est pas la même en tous les points de la glande. C'est généralement dans l'anse moyenne dilatée que leur ramification présente le plus haut degré de complication. Nous avons cru inutile de représenter les formes diverses que revêt le noyau examiné de cette manière, parce qu'elles ont été étudiées d'une façon très minutieuse par Helm, qui en donne d'assez bons dessins. Cet auteur a remarqué que les noyaux ne sont pas ramifiés mais bien sphéroïdaux chez les très jeunes larves, et qu'ils s'allongent plus tard dans le sens transversal de la glande, puis se ramifient en se compliquant de plus en plus à mesure que l'animal avance en âge. Nous avons pu vérifier l'exactitude de cette assertion.

Faisons remarquer cependant que les descriptions et les dessins de Helm ne nous donnent pas une idée exacte et complète de la forme générale des noyaux. A n'examiner que des cellules entières à plat, ainsi qu'il le fait, on pourrait se figurer que les bras de ces noyaux sont des bandes aplaties présentant du côté de la surface de l'organe leur plus grande largeur; tandis que la plupart présentent leur plus fort diamètre dans le sens de la profondeur de la cellule, et sont aplatis dans un sens perpendiculaire à la surface, de telle sorte qu'en examinant la cellule à plat on aperçoit une section optique traversant les bras dans le sens de leur moindre épaisseur. C'est ce qu'indiquent surtout nos fig. **1**, **2**, **8**, **9** et **10**, Pl. II.

Helm ne parle pas du contenu du noyau, et ses dessins ne fournissent aucun détail sur sa structure. C'est sur les coupes minces, longitudinales et transversales que l'on étudie le mieux ce contenu. Nous prions le lecteur d'accorder un regard à celles qui sont représentées dans notre Pl. II, et de lire l'explication que nous en donnons à la fin de ce travail.

(1) Voyez J. B. Carnoy : Biologie cellulaire; Claus : Traité de zoologie; Leydig : Histologie comparée, etc.

Ce contenu, examiné après une fixation et une coloration soigneuses, et à l'aide de bons objectifs, laisse voir un élément nucléinien très avide de vert de méthyle. Avec un peu d'attention on parvient à constater qu'il y revêt la forme filamenteuse; mais il y est souvent tellement entortillé qu'en l'examinant en coupe optique, on est fort tenté de le croire segmenté en granules; ce n'est qu'en maniant continuellement la vis du microscope que l'on se convainc du contraire. On trouve cependant des noyaux ou des bras de noyaux à contenu moins dense, qui laissent voir avec la plus grande facilité de belles anses nucléiniennes bien relâchées.

D'autre part, on en rencontre aussi dans lesquels la segmentation du filament, ou du moins de sa partie chromophile, est indubitable.

Le caryoplasme est rare dans tous les noyaux; il arrive cependant qu'on aperçoive dans certains bras un espace vide d'élément nucléinien; celui-ci paraît s'en être retiré; mais, là encore, il n'existe que de rares granules et trabécules caryoplasmatiques.

Cytoplasme.

Le cytoplasme est opaque, dense et finement granuleux. On distingue dans sa masse réticulée des filaments d'une grande netteté qui courent presque directement de la face interne de chaque cellule à sa face externe. Un peu d'attention et de bons objectifs permettent de reconnaître que ces filaments ne sont pas des fibrilles isolées, mais bien des portions régulières du réticulum général. C'est surtout en examinant des coupes minces traitées par des agents dissolvants, qu'on peut voir une foule de trabécules réticulaires extrêmement fines s'insérer sur eux.

Le cytoplasme est, en général, dépourvu d'enclaves, excepté dans certaines circonstances que nous indiquerons plus loin. Mais l'enchylème paraît y avoir une composition particulière; deux caractères nous fournissent cette indication.

C'est d'abord la réfringence spéciale, l'aspect vitré particulier qu'il présente dans les objets débités en coupe, et mieux encore dans les glandes montées en entier sur le porte-objets, après une fixation légère, et baignées d'un médium peu réfringent.

Mais c'est surtout la consistance visqueuse et élastique que l'on y constate, quand on cherche à dissocier les parois fraîches de la glande, après en avoir extirpé la soie. Le tissu, quoique résistant, s'attache aux aiguilles avec une ténacité telle qu'il est impossible d'en obtenir de belles préparations

par ce procédé; nous reviendrons sur ce caractère en parlant du mécanisme de la sécrétion.

Telle est la structure du cytoplasme des cellules séricigènes : une masse réticulée, baignée d'un enchylème granuleux et chargée de produits spéciaux qui lui donnent une consistance visqueuse. C'est surtout chez les larves jeunes, particulièrement dans les espèces qui filent très peu durant la période précédant l'encoconnement, que l'on reconnaît le mieux les caractères que nous venons de décrire et les divers aspects que nous avons cherché à rendre dans les figures de notre planche II. Mais à mesure que la larve avance en âge, à mesure que la fabrication de la soie devient plus active dans les cellules, il semble que l'enchylème se charge davantage de la substance visqueuse; son aspect devient de plus en plus vitreux, et l'on y voit apparaître des dispositions particulières, que nous décrirons plus loin en étudiant le fonctionnement de ces cellules.

Membrane.

La membrane de l'épithélium glandulaire présente des caractères différents sur les diverses faces de la cellule. Du côté externe, elle est mince et apparemment dépourvue de structure; on remarque seulement à sa surface interne une série de légers épaississements, qui ne sont autres que les nodosités dont on constate si généralement l'existence au point où des trabécules s'insèrent à une membrane, ainsi qu'aux points d'entrecroisement des trabécules du protoplasme en général.

Sur les faces latérales des cellules, on n'aperçoit qu'une ligne un peu plus visible que les trabécules radiales; c'est la section d'une membrane, si mince qu'on pourrait la confondre avec une simple trabécule cytoplasmique.

La membrane qui tapisse la face interne présente plus d'intérêt, parce que cette face est celle par laquelle le produit sécrété doit s'échapper, et aussi parce qu'elle présente une structure différente de celle qui limite les autres faces de la cellule séricigène.

Elle est extrêmement mince et l'étude de sa structure n'est pas facile. Nous l'examinerons en surface et en section optique, en appelant l'attention du lecteur sur nos figures.

La FIG. 8, PL. II, la montre en *ms*, sous l'aspect qu'elle présente vue de face, à l'aide d'un grossissement moyen. On y distingue de fortes stries circulaires, unies par des trabécules obliques extrêmement fines.

Ces détails se voient plus nettement encore dans les FIG. 4 et 5, PL. II, qui représentent la membrane isolée, et sous un grossissement plus fort. On y observe qu'elle a une structure finement réticulée et qu'au sein de son réticulum il s'est formé des filaments continus, plus forts que le reste du système trabéculaire, et constituant une série de filaments circulaires par rapport à l'axe du tube. La puissance de ces côtes circulaires et la distance qui les sépare varient notablement d'un point à l'autre de l'organe. Les FIG. 4 et 5, PL. II, dessinées à la chambre claire, avec le même système grossissant, donnent une idée de cette variabilité.

La FIG. 6, PL. II, indique qu'en certains endroits la disposition des côtes principales est loin d'être aussi régulière; elles n'y forment plus des cordons continus et parallèles, mais de simples filaments plus ou moins tortueux, ramifiés et se perdant au sein du réticulum à petites mailles. Leur direction dominante demeure cependant transversale par rapport à la lumière du tube. Disons aussi que ces filaments ne sont pas toujours aussi réguliers que ceux que nous avons figurés; ils sont souvent festonnés tout en restant à peu près parallèles.

Les coupes optiques de cette membrane présentent des détails correspondant à ceux de la surface. Les côtes principales s'y voient nettement. Sur les sections longitudinales de la glande elles sont vues en coupe optique, FIG. 2, 7, 10, 11, PL. II, et se présentent sous la forme de petits cercles, dont le diamètre, par une illusion d'optique que nous avons constatée déjà dans d'autres objets, paraît plus fort que celui du filament vu de face. On les retrouve au contraire sous la forme filoïde sur les coupes transversales de l'organe. Mais il nous a été impossible de les y voir sous forme d'anneaux complets; nos préparations les montrent toujours divisés en nombreux tronçons coupés plus ou moins obliquement, ainsi que nous l'avons représenté FIG. 3, PL. II. Ce fait, nous le savons, trouve une explication très naturelle dans la difficulté que l'on doit éprouver à faire une coupe exactement parallèle aux filaments, même si ceux-ci constituaient une série d'anneaux complets et distincts. Somme toute, nous croyons que les tronçons appartiennent à un seul fil spiralé, compris dans la membrane, et non pas à une série d'anneaux superposés. Si cette manière de voir n'a pas encore à nos yeux la valeur d'un fait constaté directement, elle est pourtant le résultat d'observations nombreuses qui laissent peu de place au doute. La comparaison de la structure de cette membrane avec celle des trachées et de bien d'autres organes décrits chez les arthropodes achève de nous con-

vaincre : partout les lignes circulaires que l'on distingue dans la membrane constituent un fil continu et spiraloïde. Ce fil, comme celui des trachées, est saillant du côté du cytoplasme, et non du côté de la lumière du tube, FIG. **7** et **8**, PL. II.

Il est un point de la structure de cette membrane sur lequel nous n'avons pas tous nos apaisements : c'est le mode d'union des tours de spire entre eux.

Il n'est pas difficile de constater que de fines trabécules obliques relient ces filaments, FIG. **4**, **5**, **6**, **8**; il suffit pour cela d'examiner à l'aide d'un objectif à immersion une coupe longitudinale, effleurant tangentiellement la membrane qui limite la face interne du tube épithélial.

Mais existe-t-il entre ces tours de spire une lamelle fort mince, contenant aussi les fines trabécules obliques et fermant complétement toute communication directe de l'enchylème avec l'extérieur? Ou bien ces fines trabécules constituent-elles le seul moyen d'union des tours de spire, et, par suite, l'enchylème est-il en libre communication avec l'extérieur?

La chose est fort difficile à décider, tant à cause de la minceur extrême de tous ces détails, que du voisinage du cytoplasme granuleux. Il nous a été impossible, même à l'aide des meilleurs objectifs apochromatiques, de constater l'existence de cette membranule reliant les tours de spire et les trabécules obliques; aussi ne l'avons-nous marquée dans aucune de nos figures. Mais nous n'entendons pas par là décider définitivement la question. On sait, en effet, que la mince membranule qui relie les tours de spire des trachées est déjà fort difficile à voir en coupe optique; il est même impossible de la distinguer sur la coupe longitudinale des trachées minces. C'est pourquoi, dans cette étude d'un objet bien plus difficile que les trachées, nous nous abstiendrons de trancher définitivement cette question, bien qu'elle soit d'une extrême importance au point de vue du mécanisme de l'excrétion, ainsi que nous le verrons plus loin.

Quoique mince, la membrane interne du tube glandulaire est assez résistante; en déchiquetant des objets préalablement fixés, on en obtient parfois de petits lambeaux presque dégagés de protoplasme; ce qui prouve qu'elle possède certainement plus de résistance que ce dernier.

Nous avons constaté qu'elle survit un certain temps à la destruction des cellules glandulaires, pendant le processus histolytique qui envahit ces organes durant la nymphose. Notre FIG. **11**, PL. II, représente la section longitudinale d'une glande appartenant à une larve de *Bombyx mori*,

fixée 5 jours après le commencement de la confection du cocon. On y remarque, en *my*, la membrane interne en coupe optique; elle y conserve son aspect habituel, tandis que les cellules sont à demi digérées.

Il arrive parfois que la membrane interne se détache du cytoplasme, et demeure adhérente au cylindre de soie. Nous ne savons pas sous l'influence de quelle cause ce phénomène se produit; nous l'avons observé sur des coupes longitudinales épaisses et mal réussies. Les FIG. **7** et **9**, PL. II, représentent ce détail.

Dans la FIG. **7**, la soie est coupée, aussi bien que la paroi cellulaire; cette dernière, dans la partie inférieure de la figure, s'est détachée de la soie, en abandonnant sa membrane interne. Cette membrane se retrouve, en face, autour du cylindre de soie; on aperçoit la section optique des filaments spiralés. Parmi ceux-ci l'on en distingue, *grf*, qui sont plus gros que les autres. Ce fait est en harmonie avec la disposition représentée dans la FIG. **4**, sur un lambeau de membrane vu de face, dans lequel on distingue aussi, entre les filaments épais, *grf*, d'autres fils très minces et moins réguliers, *pf*.

Cette disposition de la FIG. **7**, PL. II, nous paraît indiquer non seulement que les stries transverses de la membrane sont disposées en spirale, mais encore qu'elles appartiennent à plusieurs spirales parallèles. Les diverses sections optiques, notées *grf*, appartiendraient donc à un même filament spiralé plus fort que les autres, et chacune des sections intermédiaires correspondrait aussi à un filament particulier plus mince. Il y aurait autant de spirales minces distinctes qu'il y a de petits points entre deux sections du filament principal; mais notons que cette remarque ne s'applique qu'aux endroits qui, de face, présentent la disposition de la FIG. **4**. La coupe optique de la FIG. **2** correspond plutôt à la disposition de la FIG. **5**, dans laquelle tous les filaments ont la même épaisseur.

Attirons encore l'attention du lecteur sur les filaments indiqués, *fd*, dans la FIG. **7**. Ce sont des portions du filament principal, qui se sont brisées et détachées de la soie, en se pelottonnant sur elles-mêmes en dehors de la membrane.

Plus bas, en *e*, la soie se trouve à nu. La membrane en ce point est demeurée adhérente à la paroi cellulaire; on la retrouve sur cette paroi vis-à-vis du point *e*.

Il est impossible de découvrir dans la membrane interne la moindre trace de division en territoires correspondant aux diverses cellules dont est

formée la paroi du tube. Elle constitue à celui-ci un revêtement complet, indivis ; c'est une cuticule véritable.

En résumé, le tube sériciгène, dans sa partie productrice, est tapissé d'une cuticule extrêmement mince et assez résistante, dans laquelle on découvre des filaments spiralés, d'épaisseur diverse et réunis entre eux par de fines trabécules transversales ou obliques ; nous ne pensons pas que ces mailles soient fermées par une mince lamelle anhiste, mais nous nous abstenons de toute affirmation catégorique à ce sujet.

Remarque. L'organe entier est contenu dans une membranule hyaline qui, malgré son extrême ténuité, est formée de cellules ; c'est une espèce de membrane endothéliale semblable à celle qui enveloppe les tubes de Malpighi, mais bien plus difficile à déceler. On en distingue le mieux les noyaux en plongeant une glande dans l'alcool absolu, et en les dilacérant ensuite sur le porte-objets dans une goute de vert de méthyle.

2° *Portion antérieure ou conductrice.*

Noyau.

Les noyaux, dans cette région, perdent leur disposition ramifiée. Si l'on examine le tube à partir de l'endroit où il commence à s'amincir, on constate que ces éléments se montrent de moins en moins branchus, et qu'ils prennent sans tarder la forme de simples barres transversales.

Mais, ici encore, les coupes seules peuvent donner une idée exacte de la forme du noyau ; il est aplati dans le sens perpendiculaire à la longueur de l'organe, et non parallèlement à la surface.

Cytoplasme.

Il diffère peu de celui des cellules productrices, néanmoins il est plus transparent et moins visqueux.

On y distingue aussi une disposition spéciale du réticulum aux environs de la membrane interne. Celle-ci est tapissée par une membrane un peu plus claire, dans laquelle les trabécules radiales sont un peu plus épaisses que dans le reste du cytoplasme, et surtout très régulièrement disposées, Pl. I, fig. 3 *ce*, 6, 7 et 8. Cette couche est toujours très nettement limitée d'avec les parties voisines du cytoplasme ; cependant elle n'en paraît pas séparée par une membranule, on ne voit à sa limite qu'une série de points alignés, fig. 8, Pl. I.

Vers le bas de la portion conductrice, cette couche radiée du cytoplasme s'efface, FIG. 9; le niveau auquel elle s'arrête varie notablement d'un individu à l'autre.

Cette zone radiée sous-cuticulaire n'est pas une particularité propre aux glandes que nous étudions; elle est très fréquente chez les insectes et les crustacés, sous le plateau des cellules épithéliales de l'intestin et d'autres organes sécréteurs, où nous aurons l'occasion de la signaler dans un prochain mémoire.

Membrane.

La membrane, qui ferme les faces externes et latérales de la cellule, conserve dans la partie antérieure les mêmes caractères que dans la partie productrice.

Au contraire, la membrane interne y présente des particularités nouvelles.

Elle est beaucoup plus épaisse, plus rigide et plus brillante.

La FIG. **1**, PL. II, montre qu'elle est en continuité avec la mince membrane correspondante de la portion conductrice; la coupe représentée passe précisément au point d'union des deux portions de l'organe. L'épaississement que subit la membrane interne dans la région conductrice est donc assez brusque; il est parfois plus graduel que dans l'objet figuré. La structure de cette cuticule est compliquée; nous en indiquerons simplement les grandes lignes en examinant les FIG. **1**, PL. II, et **3**, **5**, **6**, **7**, **11**, PL. I.

Ce que nous pouvons en dire de plus général, c'est qu'elle se laisse cliver dans trois directions, et présente une striation correspondant à chacun de ces trois clivages.

Si l'on examine des coupes transversales du tube cuticulaire, on peut y constater, avec un peu de persévérance, de l'attention et de bons objectifs, deux systèmes de stries : des stries radiales et des stries concentriques.

Les premières sont généralement les plus visibles. Elles sont reconnaissables dans nos FIG. **5**, **8** et **9**, PL. I.

Les stries circulaires sont souvent moins visibles. Du reste l'aspect des sections varie beaucoup. Tantot les stries radiales l'emportent et alors on ne voit que des traces de stries concentriques, comme c'est le cas dans la FIG. **9**, ou même on n'en saisit plus aucun vestige, ainsi qu'il est indiqué dans la FIG. **8**. D'autrefois au contraire, mais plus rarement, c'est le système concentrique qui est le plus marqué, et alors on n'aperçoit que des traces de la striation radiale, FIG. **6** et **7**, PL. I.

Au clivage perpendiculaire à l'axe correspondent des stries radiales également, mais que l'on aperçoit sur les sections longitudinales, FIG. **3** et **7**, PL. I; FIG. **1**, PL. II. Elles sont toujours très visibles; on les voit même fort bien sans le secours de coupes microtomiques; il suffit d'installer au microscope la section optique d'un tube entier, couché sur le porte-objets, FIG. **7**, PL. I.

En examinant, non plus la section optique, mais la surface d'un tube conducteur, monté de cette dernière façon, on y distingue une multitude de filaments circulaires, se raccordant aux lignes radiales de la coupe optique. Ils correspondent probablement à la strie circulaire la plus voisine du protoplasme. Ces filaments, dans notre FIG. **7**, paraissent enchevêtrés; c'est leur aspect le plus ordinaire. Néanmoins, nous pensons que celà est dû à une altération, car nous avons constaté qu'ils sont parfois bien parallèles.

Sur les coupes longitudinales on parvient aussi, mais non sans peine, à distinguer des traces de stries parallèles à l'axe du tube; elles correspondent aux stries circulaires que l'on voit dans les coupes transversales.

Les trois clivages en rapport avec ces stries sont plus ou moins nets. On constate le clivage perpendiculaire à l'axe et le clivage radial perpendiculaire au premier en examinant les débris de tubes brisés à coup d'aiguilles ou de scalpels, sur le porte-objets; ils offrent parfois des surfaces fort nettes.

Le troisième clivage est circulaire, et divise l'organe chitineux en une série de tubes emboités. Nous avons pu l'observer avec la plus grande netteté chez l'*Acherontia atropos*, sur une coupe longitudinale et tangentielle, dans laquelle le rasoir en effleurant le cylindre cuticulaire en avait fait sauter une lamelle, que nous représentons, FIG. **10**, PL. I, sous un grossissement puissant. Ce fragment est visiblement composé de cinq feuillets superposés et inégalement brisés sur le bord. Chacun d'eux correspond à une des lignes concentriques que l'on aperçoit dans les coupes transversales reproduites FIG. **6**, **7** et **9**, PL. I.

On doit donc regarder la paroi chitineuse du tube conducteur comme formée de trois systèmes de filaments reliés entre eux : des filaments longitudinaux, des filaments radiaires et des filaments à direction circulaire.

Théoriquement on peut la considérer comme se constituant d'une série de disques superposés; chacun de ces disques est formé de fibres radiaires unies entre elles par des fibres circulaires. De plus les fils radiaires de deux disques superposés sont unis par des fils longitudinaux insérés au point d'entrecroisement des fils circulaires et radiés. Ces divers systèmes de

trabécules se développent plus ou moins, l'un aux dépens de l'autre, et s'unissent de façons diverses, d'où résulte l'aspect particulier de la membrane en différents points. Ainsi dans le cas de la FIG. **10**, PL. I, il semble que tous les filaments de chaque système circulaire, concentrique à l'axe, s'étaient unis fortement de manière à constituer des lamelles continues. Au contraire dans les FIG. **3** et **5**, PL. I, les trabécules radiales se sont épaissies individuellement, mais sans s'unir entre elles; elles étaient, dans ces tubes, aussi séparées l'une de l'autre en coupes transversales qu'en coupes longitudinales.

On peut donc considérer la membrane chitineuse épaisse de la portion conductrice comme formée de toute une série de lames concentriques ayant une structure analogue à celle de la membrane interne, de la portion productrice, quoique un peu plus régulière encore. Ces lames constituent des tubes distincts unis entre eux dans le sens radial; elles sont peu reconnaissables quand le système des trabécules radiales est plus développé que celui des trabécules circulaires et longitudinales, qui constituent chacune des lames homologues à toute la membrane de la portion productrice.

Cette manière de concevoir la structure de la membrane striée est en harmonie avec le mode de genèse des membranes *par apposition* de minces couches réticulées se séparant successivement du protoplasme.

Contentons-nous de signaler au lecteur l'aspect, reproduit FIG. **11**, PL. II, de la surface cytoplasmique du tube chitineux, en certains points où la striation radiale était très visible, à la fois sur les coupes longitudinales et transversales.

Remarques.

1° Il nous est arrivé d'entendre opposer à notre manière d'interpréter les lignes concentriques visibles dans la paroi du tube chitineux, la possibilité d'une illusion d'optique : elles pourraient être l'effet d'un simple jeu de lumière comme il s'en produit sur le bord d'une goutte d'huile. Mais cette objection n'est pas sérieuse; des couches distinctes se différentient nettement de ces cercles irisés, par l'immobilité qu'elles conservent pendant qu'on manipule la vis du microscope. D'ailleurs, nous trouvons dans la FIG. **10**, PL. II, la preuve directe de l'autonomie de ces couches comme lamelles distinctes.

2° HELM parle avec détail de la cuticule interne, qu'il appelle *tunica intima*, à l'exemple de LEYDIG.

Il se livre à une dissertation sur la structure de cette intima, et se déclare partisan de la manière de voir de Leydig qui considère les stries radiales comme des canalicules, — *Porenkanälen* — tandis que Meckel décrivait cette membrane comme formée de prismes juxtaposés. Voici comment Helm arrive à cette conclusion. Il commence par prouver que l'intima est une cuticule; le fait qui le démontre c'est sa continuité avec le cuticule dermique. Il a constaté cette continuité en examinant la peau desséchée que l'on trouve à côté de la larve dans le cocon, c'est-à-dire la cuticule rejetée par la dernière mue, et il y a trouvé, encore appendue à la peau de la tête, l'intima des glandes filières. Or, dit-il, si cette intima est une cuticule, elle est imperméable et pour que le produit de sécrétion puisse la traverser il faut qu'elle soit percée de canaux.

A cette manière de voir de Helm nous ne pouvons qu'opposer la description que nous avons faite plus haut de la structure de cette membrane. Nous y ajouterons une remarque :

Le savant allemand paraît appliquer sa description à la membrane qui tapisse la glande tout entière, sans distinguer dans celle-ci une portion conductrice et une portion productrice. Il n'a donc pas remarqué que l'intima de cette dernière portion est infiniment plus mince que celle du tube conducteur, et qu'on n'y distingue rien de semblable à la structure radiale.

Il figure cependant une coupe, — une seule, — de la portion moyenne de l'organe, et il y indique une épaisse cuticule striée. Mais ceci est le résultat d'une erreur d'observation; la striation qu'il a vue au voisinage de la lumière appartient au cytoplasme et non à la membrane; il doit avoir eu sous les yeux une disposition semblable à celle qui est indiquée dans la partie supérieure de notre fig. **10**, Pl. II. De petites enclaves, logées entre les trabécules radiales du cytoplasme, ont pu produire l'illusion d'une couche brillante et striée; mais l'intima dans cette région devait se réduire à la membrane extrêmement fine et difficile à voir en coupe transversale, que nous avons décrite. La cuticule striée qu'il a retrouvée dans l'enveloppe de la dernière mue larvaire n'était autre que l'intima de la partie antérieure du tube; celle de la partie productrice ne se détache pas.

Si Helm avait constaté que l'intima n'est épaisse et striée que dans le tube fileur et dans la partie antérieure de chacune des deux glandes qui y aboutissent, il aurait pensé comme nous que les cellules de cette partie sécrètent peu, tandis que les énormes cellules de la partie postérieure, dont la face interne n'est revêtue que d'une lame fort mince, sont au contraire

les vrais éléments producteurs de la soie. Il est donc oiseux de chercher à démontrer l'existence, dans la cuticule striée, de canalicules permettant au produit de sécrétion de sortir des cellules.

Nous nous garderons d'affirmer que les cellules constituant la paroi de la portion que nous avons appelée conductrice ne sécrètent pas du tout; quelque rigide et épaisse qu'elle soit, la cuticule striée qui la tapisse pourrait bien n'être pas imperméable aux liquides sécrétés dans les cellules de sa matrice. Mais nous n'avons pas la preuve de sa perméabilité; elle n'est jamais tapissée d'une couche continue de substance visqueuse comme l'est toujours la membrane de la portion productrice. Le fil de soie qu'elle loge est généralement beaucoup plus mince que sa lumière et la couche visqeuse qui l'entoure ainsi que nous le verrons plus loin, au lieu d'être appliquée à la cuticule, en est séparée par un espace vide et enserre, au contraire, très étroitement ce fil mince; FIG. **5**, **6** et **7**, PL. I, et **8**, **9**, **10**, PL. III. Si les cellules de cette région sécrètent, il est probable qu'elles se passent leur produit l'une à l'autre et le déversent enfin dans la portion productrice, au delà du tube cuticulaire.

Le rôle de cette membrane striée paraît évident : c'est de donner de la solidité à l'organe, au moment où il s'amincit et se transforme en un tube capillaire très délié.

B. Glandes de Filippi.

Nous avons dit que Helm ne décrit pas la structure intime de ces organes annexes; elle est, en effet, très difficile à saisir et il est impossible de s'en faire une idée nette si l'on se borne à l'examen d'objets, frais ou fixés, montés en entier. Il se contente de déclarer, comme de Filippi et Cornalia, que ce sont des glandes acineuses, et il ajoute que leur tissu, dont on ne distingue pas bien la structure, contient une partie fluide et une partie solide divisée en traînées. Il signale aussi l'aspect particulier de leur conduit excréteur qui ressemble à une trachée.

C'est donc à leur forme mamelonnée seule que ces organes doivent d'avoir reçu des auteurs le nom de glandes acineuses. Trois de nos figures, FIG. **3**, **4** et **5**, PL. I, ont trait à leur structure; elles nous permettront de l'exposer telle que nous la comprenons.

1° *Canal excréteur.*

La glande de Filippi du ver-à-soie est rattachée aux glandes tubuleuses par un pédicule assez court, qui en renferme le canal excréteur, fig. **3**, Pl. I. Ce pédicule n'est pas rectiligne; il se contourne, au contraire, d'une façon très capricieuse. Nous en décrirons succinctement la paroi, l'extrémité supérieure et l'extrémité inférieure.

Sa paroi, comme celle de la portion conductrice des glandes séricigènes, est formée d'une couche de cellules et d'un tube cuticulaire épais.

Les fig. **3** et **5**, Pl. I, montrent qu'à la base du canal ces cellules présentent le même aspect que celles du canal fileur et de la portion supérieure des glandes. Mais, à peu de distance de l'embouchure, elles se modifient profondément : elles se creusent d'énormes vacuoles remplies d'une substance liquide et plus ou moins visqueuse. Ces vacuoles en se développant refoulent le cytoplasme, le découpent en lames et en cordons et le désorganisent au point de rendre indistinctes les limites de chaque cellule. Sur les coupes, la paroi du pédicule paraît formée d'une seule masse de cytoplasme découpée en cordons parfois très délicats, fig. **3** et **4**, Pl. I; la présence de nombreux noyaux est le seul indice de son caractère épithélial primitif.

La lumière du canal excréteur est bordée d'une cuticule épaisse et semblable à celle du tube fileur; la striation radiale y est toujours la plus saillante.

L'extrémité supérieure de ce canal excréteur se fusionne avec la paroi du tube fileur ou de la partie supérieure de la glande; la cuticule se soude à la cuticule, et l'épithélium à l'épithélium, fig. **5**, Pl. I.

Du côté opposé, le tube cuticulaire s'ouvre dans les cavités vacuolaires de la glande. Mais cet abouchement ne se fait pas toujours de la même façon : tantôt le tube se termine par un rétrécissement conique percé d'une mince pertuis, Pl. I, fig. **3**; d'autres fois, au contraire, il se dilate en un large entonnoir, Pl. I, fig. **4**.

2° *Glande.*

Les fig. **3** et **5**, Pl. I, reproduisent l'aspect des coupes microtomiques de l'organe. Sa structure, comme on peut le voir, est semblable à celle de la paroi du canal excréteur, mais le système vacuolaire y est encore plus développé.

Malgré l'état de désorganisation que produit dans ce tissu l'énorme développement des vacuoles, on y distingue néanmoins une structure lobée. Peut-on appeler ces lobes des *acini*? A prendre les choses dans l'état où elles sont chez la larve parvenue à sa taille maximum et filant, il nous semble que ce terme ne leur convient guère.

On appelle acini de petits récessus globuleux, présentant une cavité sécrétoire tapissée d'un épithélium.

Les lobes de la glande de Filippi sont au contraire des amas solides de cellules qui paraissent fusionnées entre elles et perforées de cavités vacuolaires, c'est-à-dire de cavités intra-cytoplasmiques. Certaines de ces cavités, en se dilatant outre mesure et se fusionnant entre elles, ont fini par constituer un système canaliculé. Mais ce système demeure extrêmement irrégulier et conserve toujours son caractère intra-cytoplasmique, fig. 3, Pl. I. Nulle part il ne se présente sous la forme d'un tube épithélial tapissé par les membranes des cellules pariétales.

Nous concevons comme il suit la genèse et la transformation de cette glande.

Elle doit son origine à une pullulation localisée de l'épithélium de la glande séricigène embryonnaire. Le petit massif de cellules, né de cette pullulation, devient le siège de deux processus génétiques qui sont souvent connexes et très peu distincts l'un de l'autre : l'évagination proprement dite et la gemmation solide. L'on peut admettre que tout le pédicule s'est formé par une évagination de l'épithélium pullulant. Sa cavité est une cavité épithéliale bien nette près de sa base; elle est tapissée par une cuticule qui se continue avec la cuticule du tube séricigène ou du tube fileur, et elle communique elle-même avec la cavité où passe le fil de soie.

Au contraire, toute la portion de la glande qui s'étend au-delà du tube cuticulaire, paraît s'être formée par gemmation solide. Des bourgeons secondaires se sont développés sur le bourgeon primitif; mais au lieu de se creuser comme lui d'un pertuis épithélial, ces bourgeons sont demeurés solides; leurs cellules constitutives ne se sont pas écartées de manière à limiter un canal épithélial et cuticulaire.

A un moment donné, ces cellules se sont mises à sécréter et le produit de leur activité, ne pouvant suinter par aucune surface sécrétoire, s'est accumulé dans des vacuoles, ainsi qu'on l'observe généralement dans les glandes, quand on oppose un obstacle à l'excrétion de leurs produits.

Ces vacuoles, repoussant toujours davantage le cytoplasme, ont fini

par confluer, non seulement dans une même cellule, mais même de cellule à cellule, en forçant et détruisant la délicate membrane cellulaire qui pouvait exister à cette époque. Ainsi chaque lobe s'est transformé en une masse presque indivise de cytoplasme, farcie de vacuoles encore isolées et déjà sillonnée d'un système plus ou moins tubulaire de vacuoles fusionnées.

A un moment donné le liquide vacuolaire a pu s'échapper par l'orifice, tantôt réduit, tantôt béant du tube cuticulaire, qui s'ouvre toujours dans les vacuoles; alors la turgescence a cessé de croître dans le système, et l'organe a pu fonctionner d'une façon continue comme une glande à cavité épithéliale.

On le voit, la glande de Filippi n'est pas une glande acineuse proprement dite; c'est une glande d'un genre tout particulier : elle possède un canal excréteur dont le caractère épithélial est bien net; mais ses cavités sécrétoires ne sont pas des récessus épithéliaux, des acinis, ce sont des vacuoles, des cavités intra-cytoplasmiques. Ces organes doivent donc se ranger dans le groupe des glandes à déversement direct, comme les cellules calyciformes elles-mêmes. Nous insistons sur ce fait parce qu'il occupe une place dans une vue générale sur la sécrétion, que nous avons l'intention de publier et que nous avons consignée, en attendant, dans un pli cacheté, confié à l'Académie des sciences de Paris.

Les glandes de Filippi, tout en présentant une grande variété de forme et de dimensions dans les diverses espèces, conservent cependant la même structure générale. Notons seulement qu'elles sont peu développées dans les espèces qui filent peu. Elles présentent souvent comme particularité d'avoir un canal excréteur très court.

Ainsi chez le *Cossus ligniperda*, qui pourtant produit un cocon de puissance moyenne, il n'existe pas de canal chitineux proprement dit; les lobes de la glande sont sessiles sur la partie antérieure de la glande sériciègne, et le tube cuticulaire de celles-ci ne présente à leur niveau qu'une sorte de bec peu saillant et traversé d'un mince pertuis.

C. Tube fileur.

Méthode.

Un dissection délicate permet d'isoler cette partie de l'appareil, d'une façon complète. Mais des préparations de ce genre, tout en fournissant de bonnes indications anatomiques, sont insuffisantes; les coupes microtomiques longitudinales et transversales sont indispensables.

Nous trouvons avantageux d'enrober toute la partie antérieure de l'animal, après en avoir distrait certaines portions. La pièce étant fixée par la solution mercurique, nous enlevons avec un scalpel ou des ciseaux fins toute la partie supérieure de la paroi du corps, ainsi que la partie correspondante de la tête qui est très dure à couper et lente à s'imprégner. Le reste est ensuite lavé, coloré, imprégné de collodion et enrobé à la paraffine.

Nous distinguons dans le tube fileur trois portions : une portion antérieure, une portion moyenne dont la paroi présente des particularités toutes spéciales, et une portion postérieure qui s'étend jusqu'au point d'union des deux glandes.

1° *Portion postérieure.*

La structure de ses parois est entièrement semblable à celle de la portion conductrice des glandes. Les noyaux y ont presque tous la forme de barres transversales assez irrégulières et plus courtes que dans la glande. La cuticule striée, ainsi que la zone radiée sous-cuticulaire du cytoplasme, y présente le même aspect que plus bas.

2° *Portion moyenne.*

Cette partie est très intéressante. Notre FIG. **2**, PL. I, reproduit l'aspect d'une coupe passant au travers du boursoufflement de la lèvre inférieure, qui la loge dans sa cavité et qui, plus loin, porte la canule ou filière. La partie centrale n'est autre que la section de la portion moyenne du tube fileur; on y reconnaît la structure suivante.

Au centre se voit la coupe d'un organe chitineux, irrégulièrement cylindrique, et présentant une lumière en forme de croissant. La paroi de ce cylindre est d'une structure finement lamellaire. Elle est d'épaisseur inégale sur les divers points de sa section; la partie qui forme la voûte de sa lumière est beaucoup plus mince que celle qui en constitue le plancher et les faces latérales. De plus cette partie est profondément invaginée et la forme semi-lunaire de la lumière est due à la saillie qu'elle y fait, réduisant ainsi de beaucoup le calibre primitif de cette cavité.

La surface externe de ce tube chitineux présente donc une gouttière longitudinale, à laquelle correspond, dans la lumière, une crête saillante. La portion de sa paroi qui constitue le fond de la gouttière est fortement pigmentée; c'est elle qui apparaît en section dans la FIG. **2**, PL. I, sous la forme d'un bouton noir.

De puissantes fibres musculaires s'insèrent sur ce tube chitineux. Elles sont conoïdes et leur extrémité apicale, terminée par un court tendon, se fixe à l'organe cylindrique, tandis que leur base s'attache par une large surface à la cuticule dermique. Sur une coupe transversale on en compte trois paires : une paire supérieure, une paire latérale et une paire inférieure. La paire supérieure, qui n'est pas figurée sur toute sa longueur, s'insère sur la cuticule qui tapisse la face supérieure de la lèvre, ainsi que Lyonet l'avait déjà constaté. Remarquons que Helm ne nous fournit aucune indication précise sur l'insertion des diverses paires de muscles.

Entre leurs points d'insertion, tant sur le cylindre que sur la cuticule dermique, on remarque un revêtement de cellules épithéliales, fig. **2**, Pl. I, *m*, qui sous le tube chitineux se développe en une couche puissante de plusieurs assises.

Pour compléter cet examen de la fig. **2**, appelons encore l'attention du lecteur sur deux corps arrondis, situés dans la lumière même de l'organe central, sous la crête saillante : c'est la section des deux fils de soie sortis de chacune des glandes tubuleuses.

La coupe transversale de ce singulier appareil étant décrite, présentons quelques remarques sur chacune de ses parties.

1° Il est à peine besoin de dire que le cylindre central n'est qu'une modification de la cuticule interne du canal fileur; la série des coupes transversales démontre qu'elle se continue directement avec la cuticule de la portion postérieure de ce canal.

Sa structure est fondamentalement la même; les stries parallèles correspondent aux couches concentriques. On y distingue, quoique avec peine, et en certains endroits seulement, des stries radiales.

2° Les cellules tapissant ce cylindre chitineux sont les homologues des cellules glandulaires. Elles constituent l'épithélium-matrice de ce tube cuticulaire, comme les cellules sécrétantes, auxquelles elles se rattachent en arrière, constituent la matrice de la mince membrane striée.

3° Celles qui tapissent la cuticule dermique entre les insertions musculaires constituent la matrice de cette cuticule. Elles manquent au niveau de l'insertion des muscles, qui s'attachent directement à la cuticule.

4° Les muscles conoïdes sont dans un rapport très intime avec la substance du cylindre. Leur striation transversale se perd insensiblement du côté de leur sommet; elle y disparaît bientôt complétement et la cellule musculaire se termine par une tige mince et aplatie, formée d'une sub-

stance élastique très réfractaire, la chitine sans doute, et finement striée dans le sens longitudinal.

Ces stries longitudinales, dans les muscles latéraux et inférieurs dont les tendons se fusionnent, se continuent directement avec les stries parallèles du cylindre.

Les tendons des muscles supérieurs s'attachent, au contraire, normalement à ces stries, au niveau de la lame pigmentée.

Souvent les muscles supérieurs présentent plusieurs petits tendons qui se fusionnent toujours en une seule tigelle, laquelle prend insertion sur le cylindre.

L'insertion dermique de ces muscles se fait par une large surface; les fibres longitudinales du réticulum musculaire y rencontrent normalement les couches concentriques de la cuticule. Nous n'y avons rien observé d'analogue à un tendon.

3° *Portion antérieure.*

Elle présente peu d'intérêt. Nous ne l'avons représentée que sous un faible grossissement, FIG. 1, PL. I.

La structure de sa paroi est analogue à celle de la partie postérieure. Elle comprend une cuticule interne assez mince et un épithélium-matrice. On voit cette partie s'engager dans le cône fileur, qui fait saillie à la face inférieure de la lèvre, et dont la paroi est en continuité avec la cuticule dermique.

II. Fonctionnement.

DONNÉES FOURNIES PAR LES AUTEURS.

Que savons-nous de la production de la soie par les glandes mentonnières des larves des lépidoptères, et du fonctionnement général de l'appareil sériciGène?

Les auteurs nous en disent peu de chose. Nous pouvons résumer comme il suit les données que nous fournissent les mémoires ou les traités classiques.

De chacune des glandes tubuleuses sort une substance fluide. Les deux courants de cette substance se réunissent dans le canal fileur et s'y accolent l'un à l'autre, sans se fusionner, de telle sorte que le fil qui sort de la filière a la forme d'un ruban aplati présentant une rainure médiane.

Mais le fil primaire examiné dans chacune des glandes se montre formé de deux substances : une substance interne, la soie proprement dite, qui est hyaline et incolore, et une substance corticale, granuleuse souvent jaunâtre, le *grès*. Cette dernière, d'après l'examen des coupes transversales, représenterait environ 25 o/o de la surface de section; de même le grès, enlevé à la soie par l'opération industrielle appelée le décreusage, représente 25 o/o du poids total de la soie (1).

Quant à la manière dont les cellules de la glande produisent et excrètent la soie, nous trouvons à peine quelques données hypothétiques dans Leydig et Helm.

Ces auteurs, ainsi que nous l'avons dit, admettent que la glande est tapissée sur toute son étendue par une cuticule striée radialement, comme celle qui s'observe avec la plus grande facilité dans la portion conductrice. Ces stries correspondraient à autant de canalicules poreux par lesquels les cellules verseraient dans le tube le liquide épais qu'on y rencontre, c'est-à-dire à la fois la soie et le grès.

Au sujet du rôle des glandes de Filippi, Helm se borne à dire que la situation de ces organes à la partie antérieure de l'appareil fileur indique que leur produit doit avoir un usage dans le filage de la soie : sans doute, dit-il, il sert à fixer les deux fils l'un à l'autre, et aussi à coller le fil de soie complet aux obstacles.

Il est un autre point du fonctionnement du système sericigène au sujet duquel se pose une question fort intéressante : c'est le mode d'action, l'usage du curieux appareil chitineux que l'on observe sur le trajet du tube fileur.

Lyonet a décrit cet appareil avec beaucoup de détail; le cylindre chitineux n'a pas échappé à cet habile anatomiste, pas plus que les muscles qui s'y fixent. Toutefois il n'en a pu distinguer la lumière, ce qui provient sans doute de l'imperfection de ses coupes transversales et de ses instruments optiques. De la position du cylindre il conclut néanmoins qu'il doit posséder une lumière. Il émet aussi une hypothèse au sujet du mode d'action de l'appareil; il lui fait jouer un rôle considérable dans l'émission du fil de soie, et lui attribue un usage dans le travail du filage.

Helm a obtenu sur cet objet des données plus précises : il a observé la lumière du cylindre chitineux, et il critique la théorie de Lyonet au sujet de son fonctionnement. Bien qu'il ne parle pas longuement de l'action des

(1) Duseigneur-Kléber : Le cocon de soie. Paris, Rothshild. 1875.

muscles radiés, et qu'il n'étudie pas avec autant de détail que Lyonet leurs points d'insertion, il combat, et avec raison, pensons-nous, le rôle que ce savant attribue à tout le système. Pour Helm, cet appareil n'est autre qu'une presse; mais il ne donne pas de grands détails au sujet du rôle de cette presse. Il se borne à dire qu'elle donne au filament aplati, constitué par la jonction des deux fils simples, une forme en rapport avec celle de la lumière.

Nous dirons plus loin le rôle qu'il faut attribuer, selon nous, à ce remarquable mécanisme.

1° *Sécrétion de la soie.*

La soie, au sortir du tube fileur, présente, comme on sait, une consistance visqueuse très ferme et se laisse étirer en un fil. A peine exposée à l'air elle se dessèche et devient très dure, tout en restant très flexible et élastique. Dans la glande même elle se montre d'autant plus épaisse et plus ferme qu'on l'examine plus près de l'orifice. Mais, même au fond de l'organe, elle est encore extrêmement visqueuse, et nulle part elle ne constitue un liquide coulant.

Dans ces conditions le phénomène de la sécrétion de la soie doit différer notablement des autres genres de sécrétion dans lesquels le produit spécial est un liquide proprement dit. En effet, dans ce dernier cas, la diffusibilité de ce produit et la contractilité, propriété générale du protoplasme vivant, permettent d'entrevoir une explication satisfaisante du phénomène de l'excrétion cellulaire. Mais, dans les glandes sériciqènes, la viscosité du corps élaboré par les cellules est telle qu'on ne peut guère attribuer à l'osmose ou à la diffusion une part quelconque dans le mécanisme de son excrétion.

D'autre part, rien dans la structure des cellules sériciqènes n'indique un mode d'excrétion comparable à celui des cellules caliciformes. Il est absolument certain que les éléments producteurs de la soie sont clos d'une membrane du côté de la lumière du tube, et qu'ils ne s'ouvrent jamais pour y déverser une substance visqueuse, à la manière de certaines cellules épithéliales, mucipares ou autres.

C'est donc par un phénomène de suintement particulier que la soie doit passer de la cellule productrice dans le canal qui la conduit au dehors.

Au début de nos recherches, avant d'avoir acquis toutes ces données, nous nous étions demandé si la soie ne pourrait pas être le produit d'une

transformation complète de la substance du cytoplasme, transformation qui serait le résultat de modifications chimiques compliquées, et qui se ferait couche par couche, à la face interne des cellules épithéliales.

Et de fait, nous eûmes sous les yeux en commençant nos investigations, des apparences qui semblaient établir solidement cette hypothèse. On remarque, en effet, très souvent, que le cytoplasme, surtout dans les coupes transversales, se perd insensiblement dans la masse sécrétée adjacente; ses granules, dans la zone intermédiaire, deviennent de plus en plus rares, et son réticulum s'y résout en fibrilles pénicillées, puis disparaît. La soie et le cytoplasme paraissent donc confondus, et l'on passe de l'une à l'autre sans remarquer de limite nette entre les deux substances. Nous pensions donc avoir sous les yeux le fait même de la fonte des granules enchylématiques et des trabécules plastiniennes en une substance hyaline et anhiste.

Mais une étude attentive et minutieuse des glandes vint plus tard nous déceler l'existence de la mince membrane interne des glandes tubuleuses et, dès ce moment, nous dûmes reconnaître que, loin de se fondre dans la masse de soie qui remplit le tube, le cytoplasme en est au contraire distinctement séparé par une lamelle très résistante et d'une structure extrêmement nette et régulière.

L'apparence qui nous avait fait admettre la fusion du cytoplasme et de la soie était trompeuse; elle était due à l'obliquité de nos coupes transversales et longitudinales. La membrane interne, en beaucoup d'endroits de la glande, est d'une minceur extrême et fort difficile à voir : à moins d'être averti de sa présence, on ne la saisit guère que sur les coupes qui l'entament bien perpendiculairement. Si la coupe transversale n'est pas perpendiculaire à l'axe, ou si une coupe longitudinale n'est pas tout à fait axiale, la membranule n'apparaît plus comme une ligne de séparation nette; ses trabécules et ses filaments spiralés vus obliquement passent facilement pour des trabécules du cytoplasme, s'avançant plus ou moins dans la soie et s'y perdant en minces fibrilles.

Ce fait, bien certain, de l'existence d'une membrane sur la face sécrétante des cellules nous oblige donc à regarder la sécrétion de la soie comme un phénomène de suintement, et à renoncer à l'hypothèse de la transformation complète du cytoplasme.

Mais comment expliquer ce passage d'une substance visqueuse, élastique et presque insoluble dans tous les réactifs qui ne l'attaquent pas

chimiquement, au travers d'une membrane aussi bien constituée que celle qui ferme la face interne des cellules sericigènes?

Cette question nous semblait d'autant plus difficile à résoudre qu'à cette époque nous ne possédions pas les données que nous avons acquises depuis, sur le passage de certaines substances visqueuses au travers de la membrane cellulaire, et même au travers de productions aussi épaisses que la membrane striée ou plateau des cellules épithéliales de l'intestin et d'autres organes (1).

Nous fîmes alors une hypothèse.

Quoi de plus naturel que d'expliquer de la manière suivante la genèse de la soie.

Rien n'empêche d'admettre que les cellules épithéliales élaborent une substance particulière, qui n'est pas la soie, mais qui en diffère notablement par des caractères divers, et surtout par sa solubilité et sa diffusibilité. Cette substance, pour adopter la nomenclature usitée au sujet des substances inconnues qui donnent naissance à des substances connues, nous l'appellerions le *sericigène*. Le sericigène, soluble et diffusible, passerait sans la moindre difficulté dans la cavité de la glande en traversant la mince membrane interne, et là, se trouvant dans des conditions nouvelles, il pourrait subir des modifications chimiques et se transformer en une substance insoluble, en soie.

De cette façon, la présence de la membrane spiralée ne constituerait plus une difficulté.

Nous entreprîmes ensuite une nouvelle série de recherches sur la structure des éléments sericigènes, et d'expériences sur leur fonctionnement. Notre but était de rechercher si le passage de la soie, ou du sericigène, à travers la membrane interne constitue réellement un phénomène de diffusion, semblable à celui du cheminement d'un corps dissous à travers une membrane osmotique, ou bien si ce passage est susceptible d'une autre interprétation qui, peut-être, viendrait ébranler l'hypothèse du sericigène soluble et diffusible.

Mais, ainsi qu'il arrive bien souvent, à mesure qu'en travaillant nous acquérions de nouvelles données, des questions nouvelles surgissaient, et aujourd'hui le champ de ces investigations s'est tellement étendu que nous jugeons utile de publier sans tarder les données acquises, malgré leurs lacunes.

(1) Pli cacheté accepté en dépôt par l'Académie des sciences de Paris.

Nous commencerons par énumérer, d'une façon résumée, en trois thèses distinctes, nos principales conclusions; ensuite nous exposerons au lecteur les observations qui nous ont conduit à les formuler.

1° *La soie, ou la substance qui se transforme en soie, est élaborée dans le cytoplasme même;*

2° *De là, elle passe dans la cavité tubulaire de la glande, en traversant la membrane par un phénomène qui tient plutôt de la filtration que de l'osmose;*

3° *Dans la lumière du tube elle subit encore une série de transformations.*

Le développement de ces trois propositions nous fournira l'occasion d'attirer l'attention sur les diverses figures dont nous n'avons pas encore fait mention.

1° *La soie, ou la substance qui se transforme en soie, est élaborée dans le cytoplasme même.*

Ce n'est pas au moment même de son passage à travers la membrane cellulaire que s'élabore cette substance, et sa production n'est pas limitée à la surface interne des cellules épithéliales. Voici sur quels indices nous nous basons pour admettre sa présence dans la masse même du cytoplasme pendant la sécrétion.

1. Nous avons signalé précédemment la réfringence spéciale, l'aspect vitré particulier, la consistance visqueuse et élastique du protoplasme des cellules séricigènes, et nous avons dit que ces caractères sont dûs à une composition particulière de leur enchylème.

2. Mais l'observation attentive de la structure du cytoplasme pendant la dernière période de la vie des chenilles fileuses, nous permet d'ajouter quelques données plus précises au sujet de la présence d'une substance spéciale dans ces cellules.

Si l'on fixe à l'aide de l'une des deux solutions mentionnées, mais préférablement de la solution au chlorure de zinc, la portion pelotonnée d'une glande filière du *Bombyx mori* et si on l'enrobe à la paraffine, on peut en obtenir des coupes présentant l'aspect de la FIG. 1, PL. III, qui reproduit un fragment de section longitudinale.

Le cytoplasme y est divisé en une foule de bâtonnets brillants, disposés parallèlement les uns à côté des autres dans le sens radial de l'organe. Ces bâtonnets sont très distincts dans la partie moyenne de la cellule; vers ses deux faces, externe et interne, ils se perdent insensiblement en s'effi-

lant et se divisant dans une masse de cytoplasme réticulé et granulé, qui présente l'aspect normal.

Cette disposition est sujette à diverses variations; les bâtonnets peuvent être plus ou moins gros, plus ou moins nets ou plus ou moins nombreux. Entre eux l'on distingue des granules enchylématiques et des trabécules réticulaires.

Lorsque, après avoir renversé la pièce sur le chariot du microtome, on y pratique des coupes dans un sens perpendiculaire au premier, on observe une disposition qui correspond exactement à l'aspect des coupes longitudinales radiales : les bâtonnets radiés, coupés transversalement, apparaissent sous forme de corps ronds présentant la même réfringence et la même coloration. Ils sont séparés les uns des autres par des granules et par des trabécules réticulaires; celles-ci se voient le mieux au voisinage des noyaux, FIG. 4, PL. III. Ils sont plus ou moins gros et plus ou moins distants les uns des autres, suivant le niveau où passe la section. C'est même sur des coupes de ce genre qu'on peut faire les observations les plus précises à leur sujet.

En effet, il n'est guère possible d'obtenir des coupes extrêmement minces de l'organe, qui est toujours très cassant au moment où ces bâtonnets sont le plus développés, et, dans les coupes un peu épaisses, les bâtonnets situés à différents niveaux se superposent en compliquant beaucoup l'image; de plus, si elles ne sont pas bien parallèles à ces corps, on ne peut se faire une idée juste de leur terminaison du côté des faces de la cellule. Les coupes tangentielles, au contraire, montrent toujours les sections transverses des bâtonnets; et la forme allongée de ces sections, quand elles sont obliques, ne fait que confirmer les données fournies par les premières. Les coupes transversales un peu brisées fournissent aussi certaines indications sur la manière d'être des bâtonnets. Sur le bord de ces coupes on en trouve parfois des fragments séparés les uns des autres et brisés, fait qui prouve que ce sont réellement des productions bien distinctes du cytoplasme ordinaire. L'aspect de leur brisure montre aussi qu'après avoir subi le traitement que nous avons indiqué, ils prennent une consistance très cassante.

L'examen des cellules fraîches ne décèle pas bien la présence de ces corps; à peine remarque-t-on dans le cytoplasme quelques traînées pâles, d'un aspect différent de celui du reste de la masse.

Nous n'avons pas recherché jusqu'ici les propriétés chimiques de ces bâtonnets; c'est un point dont nous espérons parler plus tard, en faisant l'étude microchimique de la glande et de son produit.

Mais, dès à présent, nous sommes d'avis que ces bâtonnets ne sont pas autre chose que la soie ou la substance qui devient la soie. Leur aspect, la teinte qu'ils prennent dans les réactifs colorants et enfin leur apparition au moment qui paraît être celui de la plus grande activité des glandes, indiquent qu'ils ne peuvent être sans rapports avec sa formation. Cette substance n'est donc pas répandue uniformément dans tout l'enchylème, du moins pendant la période de la plus grande activité de la glande. Elle s'accumule dans la partie centrale des cellules, et la présence des puissants cordons radiés que nous avons signalés dans cette région, contribue, sans doute à la disposer en longues traînées orientées de la même manière, c'est-à-dire en bâtonnets.

Nous regrettons de n'avoir pu arriver à des résultats décisifs au sujet de la position exacte de ces bâtonnets au sein de la masse réticulée du cytoplasme. On peut en effet les supposer logés entre les filaments radiés, et dans ce cas on devrait retrouver ceux-ci à côté d'eux, ou bien disposés comme une gaîne autour de certains d'entre eux.

Cette question ne paraîtra ni oiseuse, ni étrange à quiconque s'est appliqué à l'étude de la structure fine du protoplasme, et en particulier de celle des fibres musculaires striées. Il est certain que les cubes de myosine, en beaucoup de points des fibres fraîches, ne sont guère plus distincts l'un de l'autre que les bâtonnets dont nous parlons. Et même après fixation, il il n'est pas toujours aisé de dire s'ils sont logés entre les fibrilles, ou bien disposés sous forme d'enveloppe autour d'elles, ainsi que notre collègue, A. Van Gehuchten, l'a démontré (1). La difficulté est plus grande encore dans les cellules séricigènes.

Loin d'abandonner ce point, nous nous proposons au contraire de soumettre ces bâtonnets, découverts tardivement au cours de nos recherches, à une étude spéciale et minutieuse. Au point où nous en sommes arrivé, nous sommes plutôt porté à les croire disposés en forme de gaîne autour des filaments radiés, mais nous nous gardons de toute assertion catégorique au sujet de ce point douteux.

Quoi qu'il en soit, il est certain que le cytoplasme des cellules séricigènes, traité ainsi que nous l'avons dit, pendant la dernière période de la vie larvaire, et surtout dans la partie postérieure pelotonnée des glandes, est vraiment farci de corps allongés, d'un aspect vitré, assez réfringents,

(1) A. Van Gehuchten : Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée La Cellule, tome II, 2e fascicule.

qui se perdent par leurs deux extrémités dans une masse réticulée et grossièrement granuleuse de cytoplasme ordinaire. Nous croyons pouvoir considérer ces productions comme des accumulations de la substance que les cellules déversent dans le canal des glandes séricigènes.

3. Enfin d'autres indications prouvent à l'évidence que la soie s'élabore dans le sein du cytoplasme, et non pas seulement à la surface interne de la cellule. En effet, on voit parfois apparaître dans le cytoplasme des enclaves d'aspect particulier, semblables à la substance qui remplit le tube et dont la nature chimique ne paraît pas pouvoir être mise en doute.

a) *Enclaves observées dans les cellules à l'état normal.*

Bien que rares, ces enclaves s'observent parfois dans des cellules qui, pour le reste, ne présentent rien d'anormal. La FIG. **10**, PL. II, en contient toute une série au voisinage de la membrane interne; elles sont toutes ovoïdes ou piriformes et de petite dimension. La coloration rose, que leur avait donnée le carmin alcoolique, était absolument identique à celle des corpuscules de soie que l'on observe dans la couche pariétale *cp* du contenu de l'organe.

A plusieurs reprises, nous avons vu des enclaves de ce genre, mais plus volumineuses, dans la profondeur du cytoplasme, soit près des noyaux, soit même près de la membrane externe. Le vert de méthyle, comme le carmin, leur donnait une teinte semblable à celle que prenait le contenu du tube. Nous avons observé ces faits chez le *Liparis dispar*, le *Bombyx mori*, le *Bombyx chrysorrhea* et le *Bombyx neustria*.

b) *Enclaves observées dans les cellules des glandes obturées expérimentalement.*

Dans le but d'obtenir quelque donnée nouvelle sur le mode d'excrétion des cellules séricigènes, nous avons tenté de modifier les conditions de vie et de fonctionnement de ces cellules. Nous avons cherché surtout à empêcher l'écoulement du contenu du tube glandulaire, sans trop prévoir d'abord l'effet que pourrait produire sur les cellules l'accumulation du produit dans cette cavité. Sans doute, lorsqu'on oblitère le canal excréteur d'une glande quelconque, on s'attend toujours à voir s'accumuler dans les cellules productrices, les corps caractéristiques de sa sécrétion. Mais il faut noter que la glande séricigène est un organe aux allures toutes particulières, qui, dans beaucoup d'espèces, et surtout chez les vraies larves fileuses, ne commence

à déverser son produit qu'à la fin de la vie larvaire. Pendant toute cette vie, elle élabore activement une provision de soie qui s'amasse dans la glande jusqu'au jour où l'animal commence l'édification de son cocon. Jusque-là la chenille ne dépense qu'une faible quantité de soie pour s'attacher aux feuilles et éviter les chutes, ou bien pour se construire un abri, le nid bien connu de certaines espèces sociales. Mais, le moment venu, elle dévide en quelques heures tout son magasin pour construire l'enveloppe qui doit la protéger pendant sa nymphose.

Aussi voit-on la glande se dilater énormément à mesure que la nymphose approche, que l'animal grandit et que la soie s'accumule. C'est dans la portion antérieure de la partie productrice que s'amasse surtout la substance élaborée. Chez le *Bombyx mori*, cette portion formée de deux anses parallèles, Pl. I, fig. 1, prend un développement vraiment énorme. Les cellules de cette portion s'aplatissent notablement, pendant qu'elle se dilate; elles paraissent céder à la pression qui s'y développe.

Tel est le développement de la glande à l'état normal, et son mode de fonctionnement jusqu'à la fin de la vie larvaire. On comprend que si l'on oblitère son canal excréteur, il ne s'en suivra pas nécessairement une augmentation de pression dans sa cavité; l'organe entier pourra continuer à se développer et à se dilater comme il le fait à l'état normal, et la soie ne s'y accumulera guère, puisque la quantité qui s'en échappe normalement et d'une façon intermittente pendant cette période, est très faible.

En fait, on ne constate aucune dilatation anormale dans les glandes oblitérées. Mais indiquons avant tout notre manière d'opérer dans ces expériences.

Nous avons tenté d'abord d'obturer l'orifice de la canule mentonnière à l'aide de matières coagulables, telles que le collodion, la gomme, les vernis.

Ces essais ne nous ont jusqu'ici donné aucun résultat. Très souvent la larve parvenait à se débarrasser du bouchon; du reste si la mue survenait, ce dernier ne manquait pas d'être enlevé, quand il ne causait pas la mort de l'animal en empêchant le détachement de la cuticule caduque.

Mais, même quand l'expérience marchait bien pendant huit jours, nous n'avons remarqué aucun changement ni dans la glande, ni dans ses cellules.

Ces expériences ont été faites surtout chez le *Cossus ligniperda*.

La ligature de la glande au niveau des anses parallèles a été pratiquée dans une autre série d'expériences.

Au début nous jetions une ligature sur la glande même, après l'avoir mise à nu par une incision; mais nous avons bientôt renoncé à cette méthode, car, outre que l'animal perdait par l'incision une énorme quantité de sang, il ne tardait guère à être envahi par les bactéries, quelque précaution que nous ayons prise en opérant, et malgré l'enduit de collodion dont nous recouvrions ensuite la blessure.

Un autre mode opératoire nous a mieux réussi, c'est la ligature de l'animal entier.

En serrant dans une forte ligature la partie médiane du corps, on peut comprimer suffisamment les glandes avec l'intestin et les autres organes, et cela sans que le fil coupe le tissu de la paroi, comme cela se produit quand on lie les glandes directement.

Les larves liées de cette façon peuvent vivre fort longtemps. Certaines espèces surtout résistent à ce traitement violent d'une façon vraiment étonnante, car la compression à laquelle nous soumettions les organes était suffisante pour produire la nécrose de tous les tissus compris dans la ligature; l'animal était donc complétement divisé en deux parties. Il nous est arrivé de diviser réellement le corps des larves en trois tronçons en le comprimant d'abord entre six ligatures disposées par paires, les deux fils de chaque paire étant très rapprochés, et en pratiquant ensuite des sections entre les liens les plus voisins. Les surfaces de sections étaient lavées au bichlorure de mercure, puis collodionnées. On obtient ainsi trois segments de chenille isolés, mais parfaitement vivants. La larve du *Bombyx rubi* s'est montrée d'une résistance remarquable à cette vivisection. Nous avons eu sous les yeux des tronçons de cette espèce qui, après trois mois, répondaient encore énergiquement aux irritations qu'on leur faisait subir. En général, c'est le tronçon caudal qui survit le plus longtemps à l'opération.

Les glandes sériciqènes, soumises à la constriction, ne se dilatent guère : ce qui se comprend, car l'animal mis en expérience cesse de se nourrir et de se développer. Mais si l'on y pratique des sections, surtout dans les portions voisines de la ligature, on y remarque des enclaves parfois très volumineuses et présentant absolument le même aspect que la soie. La FIG. 1, PL. III, en présente un exemple pris dans le *Liparis dispar*.

Ce fait prouve que la soie existe dans le cytoplasme.

Mais nos expériences sur les glandes nous ont mis en possession d'un autre fait qui pourrait bien avoir une grande importance au point de vue

de la connaissance du mécanisme de la sécrétion cellulaire, et même à celui de toute l'activité nutritive de la cellule vivante.

Ce fait, c'est l'apparition d'enclaves de soie dans l'intérieur même des noyaux. La FIG. 1, PL. III, en représente un exemple, *en*.

Sans doute, les enclaves semblables à la soie sont beaucoup plus abondantes dans le cytoplasme que dans les noyaux; néanmoins dans l'objet figuré elles n'étaient pas rares.

Leur présence indique que le noyau peut être le siège des mêmes phénomènes que le cytoplasme. Elle donne plus d'intérêt encore à une question qui depuis longtemps se pose aux cytologistes; la question du rôle du noyau dans la cellule et en particulier dans les phénomènes chimiques de la vie.

Rappelons ici ce que nous disions à ce sujet en 1887 dans les conclusions de nos recherches sur la spermatogénèse, en terminant nos remarques sur le rôle du noyau satellite, ou prétendu noyau femelle, des métrocytes spermatiques : « Mais, pour pénétrer plus avant dans les arcanes de la phy-
« siologie cellulaire, disions-nous, recherchons à quoi sert ce prétendu noyau
« femelle? Que fait-il si paresseusement quiescent au sein du protoplasme
« de la cellule-reste du plasmodium? Cette question se confond avec la
« question du rôle général du noyau dans la cellule. Si le reste de la cellule-
« mère est une cellule, ce qui n'est pas douteux, et même une cellule qui a
« un rôle continu à jouer, il doit contenir un noyau pour la raison qui fait
« que la cellule, en général, possède un noyau. On peut être aujourd'hui
« assez éloigné de penser que le noyau ne joue son rôle que dans les phéno-
« mènes de la multiplication cellulaire et de la fécondation; on peut admet-
« tre, au contraire, qu'il joue un rôle très important dans la fonction de
« nutrition, dont il constitue peut-être le centre. Parmi les faits qui plaident
« en faveur de cette manière de voir, il en est un dont nous avons entretenu
« précédemment le lecteur : c'est l'existence de noyaux volumineux chez
« l'*Asellus*, et d'un nombre incalculable de noyaux plus petits chez l'*Oniscus*
« *dilatatus*, au sein du plasmodium pariétal, dans lequel, nous le savons,
« la formation des hampes nécessite un travail d'élaboration nutritive con-
« sidérable. On pourrait faire des remarques analogues au sujet de mainte
« autre espèce de cellules à fonctionnement actif. Citons seulement les
« remarquables noyaux ramifiés des glandes filières des insectes : il est
« frappant de constater que ces cellules qui produisent avec une rapidité
« prodigieuses d'énormes quantités de soie possèdent précisément des noyaux
« énormes. D'autre part, il est un fait qui établit une certaine relation entre

« la nucléine et le produit de sécrétion de ces glandes filières : c'est leur « affinité pour les matières colorantes. La soie fraîchement sécrétée absorbe « le vert de méthyle et surtout les carmins d'une manière aussi intense que « la nucléine. Sans attacher trop d'importance à cette analogie de réaction, « nous tenons à signaler ce fait qui, à notre connaissance, n'a pas encore « attiré l'attention des chimistes. Nous avons dit que le fil central des sper- « matophores des insectes présente la même propriété.

« La relation entre la nucléine et les substances réfractaires, plastines, « chitines, etc., signalée par Carnoy (1), pourrait ne pas être dénuée de « fondement.

« Korschelt (2) a trouvé des faits qui le portent également à attribuer « un rôle au noyau dans la production de la chitine des rayons qui hérissent « l'œuf de la *Ranatra* et de la *Nepa*. »

Aujourd'hui nous avons donc un fait à ajouter à ces remarques : la présence de la soie dans les noyaux.

Ce fait établit d'une façon péremptoire une seule donnée : c'est que le noyau peut faire ce que le cytoplasme paraît faire. Si le cytoplasme élabore de la soie, le noyau en produit aussi, et ce produit s'accumule dans sa cavité aussi bien qu'au sein de la masse cytoplasmique.

Si le dépôt de soie sous forme d'enclaves, dans les glandes mises en expériences de la façon indiquée, se faisait dans le noyau avant de se faire dans le cytoplasme, l'on pourrait admettre que le noyau est le centre principal de sa production et que cette substance en émigre pour se répandre dans le cytoplasme.

Mais nous avons dit que c'est plutôt le contraire qui se produit : les enclaves apparaissent d'abord dans le cytoplasme et en beaucoup plus grand nombre.

Dans ces conditions il n'est permis de formuler aucune conclusion dépassant en extension celle que nous venons d'énoncer : si le noyau élabore de la soie, les faits observés jusqu'ici ne prouvent nullement qu'il en est le seul lieu de production, et que la substance déversée par la cellule dans le tube glandulaire, en provient exclusivement, et ne fait que passer à travers le cytoplasme.

---

(1) J. B. Carnoy : *La Cytodiérèse chez les arthropodes*; La Cellule. t. I, p. 405.

(2) Korschelt : *Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier*; Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XLV.

Espérons que ces remarques seront de quelque utilité pour l'étude du rôle du noyau cellulaire. Pour ce qui concerne les glandes filières, nous remettons la publication des autres remarques que nous avons pu faire sur les noyaux, jusqu'au moment où nous aurons terminé nos investigations sur les organes correspondants d'autres animaux, où cytoplasme et noyau présentent un facies différent.

c) *Enclaves observées dans les cellules envahies par les psorospermies.*

La pébrine, maladie très commune du *Bombyx mori* domestiqué, est due, comme on le sait depuis les travaux de DE QUATREFAGES, GUÉRIN-MENNEVILLE, DE FILIPPI, CORNALIA, BALBIANI et PASTEUR, à des organismes parasites appartenant au groupe des psorospermies. Ces psorospermies ou « corpuscules vibrants » de CORNALIA, se développent dans les cellules sériciGènes, aussi bien que dans tous les autres tissus de la larve. Ils s'y multiplient parfois au point de les transformer en véritables sacs à psorospermies, et même à les dilater énormément. Le cytoplasme disparaît à mesure que les parasites se multiplient, et la soie qui constitue sans doute un aliment peu favorable, à la nutrition de ces êtres, y apparaît à la fin sous laforme de sphérules hyalines, atteignant parfois des dimensions considérables.

La FIG. **5**, PL. III, représente une coupe longitudinale passant à travers la soie et la paroi cellulaire de la glande, chez une larve infectée de la pébrine. Elle est très instructive. Les enclaves, qui sont disséminées dans le corps de la cellule, indiquent que le cytoplasme est le siège de la formation de la soie; et il est intéressant de voir certaines d'entre elles se fondre dans la couche périphérique du cylindre de soie contenu dans la glande. Cette couche correspond à la zone *cp* des FIG. **2** et **10**, PL. II. Seulement, les parasites dans la région figurée avaient partiellement détruit la membrane interne, dont on voit encore des traces cependant en *m*. Grâce à cette altération, les petites enclaves de soie peuvent passer parfois tout entières dans la couche *cp*, sans devoir filtrer à travers cette membrane; l'enclave indiquée *e'*, entre autres, montre bien ce déversement direct de la substance élaborée.

Ces diverses observations, faites tant à l'état pathologique qu'à l'état normal, indiquent que la soie s'élabore dans les cellules épithéliales tapissant les glandes, et qu'elle en imprègne l'enchylème cytoplasmique.

L'étude des glandes séricigènes épuisées par la fabrication du cocon confirme également ces données.

La FIG. 7, PL. III, représente une portion de coupe transversale passant à travers la glande d'une larve de *Bombyx mori*, venant de terminer son cocon. Comme on le voit, la paroi n'est plus guère qu'un amas de noyaux réunis par de faibles restes de protoplasme. Une telle réduction de volume indique bien que le travail de la sécrétion a consisté dans l'élimination de produits qui encombraient le cytoplasme. Ces produits pouvaient être soit des matériaux nutritifs en réserve — qui alors ont été utilisés pour le travail énergique de la sécrétion si active des derniers jours de la vie larvaire, — soit le séricigène ou la soie elle-même, déjà élaborée. Dans ce cas, les produits accumulés ont été simplement déversés à l'extérieur. Nous sommes plus porté à accepter cette dernière hypothèse. Elle s'harmonise mieux avec les observations que nous venons d'exposer; et d'ailleurs l'aspect des restes de cytoplasme persistant dans les glandes épuisées est très différent de celui des glandes normales; il y a donc lieu de penser que la substance spéciale, qui lui donnait les propriétés particulières que nous avons signalées, n'y existe plus.

Les noyaux aussi paraissent avoir diminué de volume; d'autre part ils se colorent avec au moins autant d'intensité qu'auparavant. Leur élément nucléinien ne paraît pas amoindri.

2° *La substance élaborée dans le cytoplasme passe dans la cavité du tube glandulaire par un phénomène qui tient plutôt de la filtration que de la diffusion.*

La partie productrice de la glande séricigène est remplie d'une substance visqueuse : la soie. Cette substance est exactement accolée à la face interne des cellules épithéliales, le cytoplasme de celles-ci contient une matière, très semblable à la soie, qui parfois s'y trouve répandue dans l'enchylème d'une façon régulière et égale, mais qui peut s'y accumuler en traînées radiales et même sous la forme de véritables enclaves sphéroïdales.

Ces faits d'observation directe nous permettent de regarder la masse cytoplasmique comme la fabrique, et la cavité de la glande comme le magasin de la substance sécrétée. Mais le cytoplasme producteur et la soie produite et emmagasinée sont séparés l'un de l'autre par une membrane bien nette. Nous avons décrit sa structure en détail; elle est très mince, mais néanmoins très solide. Comment la soie peut-elle traverser un tel obstacle?

Nous avons dit plus haut que nous connaissons des membranes bien plus épaisses que celle-ci, qui n'en sont pas moins traversées d'une façon régulière par des produits de sécrétion dont la viscosité se rapproche de celle de la soie fraîche. La présence de la membrane interne n'est donc pas une difficulté. On peut seulement se poser des questions au sujet de la nature du phénomène physique de l'excrétion de la soie.

Le cheminement de cette substance pourrait être : ou bien un phénomène d'osmose, ou bien une simple filtration.

Si s'est un phénomène d'osmose il faut d'abord que la membrane soit un septum imperforé; si elle présente des perforations visibles au microscope, elle peut agir comme un tamis mais elle ne sera jamais un dialyseur.

Il faut ensuite que la substance cheminante soit liquide et diffusible.

Or, on se rappelle que nous n'avons pas décidé la question de savoir si les espaces séparant les tours de spire sont fermés par une membranule anhiste extrêmement fine. S'il en était ainsi, l'on devrait absolument recourir à l'osmose pour expliquer le passage de la soie à travers cette membrane.

Mais l'étude de nos préparations nous fait incliner fortement vers l'hypothèse opposée; nous sommes porté à regarder la membrane interne comme un treillis ouvert. Les tours de spire, de concert avec les fines trabécules qui les unissent, limiteraient donc des mailles par lesquelles l'enchylème des cellules serait en libre communication avec la lumière de l'organe. Ces mailles constitueraient des pores relativement grands, et le passage d'une substance au travers d'une telle membrane serait un simple tamisage d'une nature spéciale.

D'autre part le produit excrété est bien loin d'être un liquide parfait, une solution cristalloïde; c'est au contraire une pâte épaisse, visqueuse, colloïde et qui possède la propriété de se laisser étirer en fils d'une extrême ténuité. On comprendrait difficilement son passage continu au travers d'une membrane anhiste sous l'influence des forces moléculaires.

Mais voici une autre remarque qui est aussi défavorable à l'hypothèse de l'osmose.

Si l'excrétion de la soie est un phénomène osmotique, le passage de cette substance à travers la membrane dialysante doit être le résultat de l'attraction d'une substance plus endosmotique située de l'autre côté de la membrane.

A la rigueur, on pourrait supposer que la soie contenue dans le tube, s'étant modifiée après sa sortie, agit sur la soie plus fluide et moins endos-

motique qui est encore contenue dans le cytoplasme et l'attire à travers la membrane.

Mais cette hypothèse ne fait que reculer la difficulté. Car elle n'explique nullement le début du phénomène : quand la glande n'était encore qu'une simple invagination de l'ectoderme, sa lumière ne contenait pas de soie, et lorsque le cytoplasme a commencé à se charger de soie, rien dans le canal central n'était de nature à la faire passer dans cette cavité par voie d'osmose.

Nous pensons donc que l'excrétion de la soie est plutôt un phénomène tout particulier de filtration.

Si la membrane interne est une simple lame réticulée et ouverte, le liquide enchylématique, quelque visqueux qu'il soit, pourra la traverser, et cela aussi bien au début, dans la glande embryonnaire encore vide, que dans la glande en pleine activité.

Toutefois, si l'on adopte cette manière de voir, qui est la nôtre en ce moment, l'on est contraint de se poser une nouvelle question : quelle est la force qui produit cette filtration? Nous n'en voyons qu'une seule qui puisse être invoquée avec raison : la contractilité du réticulum protoplasmique, qui est une propriété générale de la cellule vivante. C'est elle, sans doute, qui dirige la soie ou le sériciгène vers la face interne des cellules, c'est-à-dire vers la membrane filtrante. Et ce doit être elle aussi qui l'oblige à traverser cette membrane.

En outre, qui oserait affirmer que cette dernière elle-même, malgré sa solidité, n'a pas conservé sa contractilité, et qu'elle ne concourt pas activement à la filtration de la soie?

Sans doute, cette conception du processus de l'excrétion des matières visqueuses qui, ainsi que la soie des lépidoptères, ne sont pas déversées directement au dehors par un orifice béant de la cellule, est purement hypothétique, mais elle est en rapport avec les faits observés, tandis que l'hypothèse de l'osmose est inconciliable avec certains d'entre eux.

Nous tenons à faire observer que nous n'entendons appliquer ces données qu'aux larves de lépidoptères. Chez d'autres insectes, les cellules sériciгènes déversent, au contraire, leur produit directement, c'est-à-dire en s'ouvrant en un point de leur surface externe, comme le font beaucoup d'autres cellules épithéliales, pour permettre à des substances accumulées dans leur cytoplasme de s'écouler librement à l'extérieur. Ajoutons que ce

fait de l'excrétion par suintement, observé chez les êtres qui possèdent les organes séricigènes les plus puissants, est en parfait accord avec notre manière de voir au sujet de la sécrétion en général : le suintement à travers une membrane paraît être le mode typique, primitif, du processus de l'excrétion; tandis que le déversement direct, la séparation en bloc, que nous décrirons bientôt dans d'autres cellules épithéliales, est un mode secondaire, moins général, et que l'on pourrait appeler, jusqu'à un certain point, moins physiologique, bien qu'il s'observe dans des organes sécrétant avec une grande activité.

3° *La substance déversée dans le canal de la glande y subit une série de transformations.*

Constitution du contenu de la glande.

Cette conclusion est le résultat de l'observation du contenu du tube glandulaire sur les divers points de sa longueur.

Ce contenu est loin d'être homogène; on y distingue au moins deux substances d'aspect divers. Mais très souvent, surtout pendant que la larve ne file pas, on peut en trouver trois ou même un plus grand nombre.

Les deux substances principales constituent, l'une une colonne centrale courant dans toute la longueur de l'organe, l'autre une gaîne corticale enveloppant cette colonne. Elles sont connues des auteurs qui ont étudié le fil de soie. Nous avons vu que Duseigneur, sans donner aucun détail, du reste, décrit comme soie la partie centrale et regarde la gaîne corticale comme constituant ce que l'on appelle dans l'industrie le *grès*, substance qui enduit la soie du cocon et dont on la débarasse en la traitant par le savon ou les alcalis.

Nous n'avons pas vérifié jusqu'à présent la rectitude de cette manière de voir; nous remettons à plus tard l'étude comparée du *grès* de cocon et celle de la gaîne corticale, au point de vue des propriétés chimiques de ces deux substances. Néanmoins nous pensons que la substance corticale, entraînée par la soie dans le filage, devient réellement le *grès*. Mais nous sommes loin de la regarder comme une simple colle sécrétée uniquement et spécialement pour unir les deux fils primaires qui constituent le fil de cocon, et à faire adhérer ensuite entre elles et aux corps voisins les anses de ce fil. La substance corticale a une autre signification, et c'est secondairement qu'elle est appelée à jouer un rôle mécanique dans la fonction séricigène.

Selon nous, la couche corticale contient le produit même que les cellules sécrètent et déversent dans la cavité de la glande. La tige centrale, qui représente la soie proprement dite, se forme aux dépens de la substance corticale.

Nous avons montré plus haut que les cellules qui constituent la paroi de la glande déversent dans la cavité un produit visqueux. Ce produit n'est pas encore la substance qui constitue le fil de soie que l'on voit sortir de la filière, mais il va lui donner naissance : c'est donc le sericigène, mêlé peut-être à d'autres matières qui constitueront le grès.

Cette manière de voir est le résultat de l'étude que nous avons faite du contenu de la glande, depuis le fond de la partie productrice jusqu'à l'orifice de la filière labiale. Ce contenu ne présente pas toujours la même constitution dans tous les individus, ni à toutes les périodes de la vie. Nous n'avons pas encore pu saisir la cause de ces variations. Mais quelles que soient les difficultés qu'elles opposent à l'observation, elles ne nous ont pas empêché d'arriver à une conception générale du processus de la production de la soie, qui, si elle présente des lacunes, nous paraît cependant fondée en ses points principaux; nous allons l'exposer d'une façon très succincte, en mettant sous les yeux du lecteur le faits sur lesquels elle s'appuie.

a) Couche corticale.

La couche corticale se distingue de la colonne centrale par diverses propriétés; nous nous bornerons à indiquer les différences que l'on constate entre ces deux substances sur les coupes faites par la méthode indiquée.

A la suite d'une révision des séries de coupes que nous avons faites dans la glande larvaire des lépidoptères, nons arrivons à cette conclusion que la substance corticale a plus d'affinité pour les matières colorantes que la substance centrale.

A dire vrai, ces préparations faites d'après des méthodes variées et adaptées surtout à l'étude des cellules, ne nous permettent pas de considérer ce caractère comme fixe et absolu. En fait, on voit parfois les deux substances prendre la même coloration, parfois même la substance centrale est plus colorée que la substance corticale. Il ne nous est pas possible, en ce moment, de spécifier les conditions dans lesquelles l'une ou l'autre des substances absorbe davantage les colorants, pas plus que l'âge de la larve, ni la région de la glande où l'affinité de l'une l'emporte sur celle de l'autre.

Au point de vue de la texture intime, nous constatons encore dans la

substance corticale une certaine variabilité d'un objet à l'autre. Un fait toutefois est certain : tandis que le cylindre central est toujours hyalin et homogène comme du verre, la couche corticale, au contraire, présente souvent une apparence granulée et même contient des corps volumineux de forme très diverse, FIG. 6, PL. III. Mais souvent aussi, tout en présentant un éclat différent et une couleur distincte, elle se montre aussi homogène que la substance centrale. Les FIG 2, 3, 7 et 9, PL. II, et 6, PL. III, indiquent à la fois l'aspect granulé et les corps en question.

Un coup d'œil, jeté sur chacune d'elles, fera comprendre notre façon de concevoir les phénomènes qui se passent dans les régions auxquelles ces figures appartiennent.

La substance corticale dans les FIG. 2 et 3 présente l'aspect granuleux, tandis que la substance centrale y est hyaline et homogène (1).

Nous concevons comme il suit l'excrétion de la soie à ce niveau.

La substance élaborée dans le cytoplasme suinte lentement à travers la membrane interne qui, sans doute, joue un rôle important dans ce phénomène.

La couche corticale gagne donc en substance par sa face extérieure.

Du côté interne elle perd au contraire en substance, car elle se transforme en soie véritable.

En effet, il est certain que le cylindre hyalin central, la tige de soie, s'accroît énormément jusqu'au moment où la larve file son cocon.

Mais comment se fait cette transformation de la substance corticale en substance centrale?

Se fait-elle couche par couche, de telle sorte que la substance corticale du côté interne se transforme totalement par une simple modification, de nature chimique ou physique, en substance centrale? En d'autre termes le grès s'y change-il entièrement et couche par couche en soie? Nous ne le pensons pas. L'accroissement de la substance centrale comprend sans doute des mouvements moléculaires plus compliqués se passant dans l'épaisseur même de la couche corticale.

Deux indices nous conduisent à le penser.

1° Ainsi que nous l'avons dit, le *grès* représente la substance corticale, ou du moins une partie de cette substance. S'il en est ainsi, cette couche corticale possède une constitution chimique très différente

(1) Dans nos figures le granulé du cylindre central, fin et régulier, est conventionnel; il sert à différentier une substance hyaline d'un espace vide.

de celle du cylindre central, puisque celui-ci devient la soie proprement dite. On ne peut donc guère admettre que cette dernière s'engendre couche par couche aux dépens de la zone externe, par une transformation de toute la substance de cette zone. Si elle s'épaissit dans les régions semblables à celles dont les FIG. **2** et **3** représentent un tronçon, ce ne peut être que par l'adjonction des molécules de fibroïne, qui sont mélangées dans la couche corticale à d'autres substances, et qui s'en séparent pour se réunir dans la partie centrale du tube.

2° Les corpuscules que contient la couche corticale dans les FIG. **7** et **10**, PL. II, et **6**, PL. III, nous indiquent avec plus de certitude encore que l'accroissement du cylindre central résulte du déversement continu d'une substance particulière, qui se sépare du mélange constituant la zone corticale. En effet il nous paraît certain que ces corpuscules sont des accumulations de la substance même qui constitue le cylindre central. Dans nos préparations, ils présentent toujours la même coloration et le même aspect que la substance centrale.

C'est chez la chenille du chou, *Pieris brassicae*, que nous avons fait à ce sujet des remarques qui nous paraissent décisives.

La couche corticale présente souvent dans cette espèce un aspect particulier, que nous avons essayé de rendre dans la FIG. **6**, PL. III. Elle est farcie de corps sphéroïdaux ou oblongs de toutes dimensions, présentant exactement la même apparence et la même coloration que la substance de la masse interne adjacente. De plus on distingue parfois de ces corps qui sont en voie de se fusionner avec cette dernière substance; deux exemples de ce fait sont figurés en cp^1, et, en cp^2, on remarque un corps allongé volumineux qui ne paraît pas loin de subir le même sort.

Ces remarques et d'autres semblables ont suffi pour nous faire adopter l'opinion que nous avons énoncée plus haut : la substance centrale est le produit d'un triage qui s'effectue dans les éléments constituants de la substance corticale. Quant à décider si ce triage est un phénomène d'ordre chimique, ou bien simplement une séparation physique de corps mélangés dans le produit émis par les cellules, nous nous en dispenserons pour le moment.

Quoi qu'il en soit nous devons admettre que la substance corticale contient en mélange une substance qui devient la soie et des corps différents. Que ces derniers dérivent de la décomposition chimique d'un corps à formule fixe, déversé par la cellule, qui se scinderait en soie, ou fibroïne, et en

différents autres corps, ou bien qu'ils soient excrétés simultanément sans être combinés, il paraît évident que la différence chimique qui se constate entre la soie et le grès est due à leur présence.

La couche corticale se composerait donc d'un mélange de soie et de grès proprement dit; mélange qui, pendant la sécrétion, s'enrichit toujours en soie, ou en séricigène, du côté des cellules; tandis qu'elles s'apauvrit au contraire du côté de la colonne centrale formée de soie. Celle-ci s'accroît continuellement.

Cette manière de voir nous fournit peut-être l'explication de certains aspects particuliers que prend parfois la zone corticale. Ainsi on la trouve, dans certains cas, bien séparée de la substance centrale par une ligne nette, et cependant elle est aussi brillante et aussi homogène que celle-ci, et s'en distingue à peine par une réfringence un peu différente. Cela provient peut-être de ce qu'elle s'est enrichie en soie plus que de coutume, parcequ'elle en a reçu davantage des cellules, où parcequ'elle en a livré moins au cylindre central.

On la trouve parfois très développée dans certains points de l'organe, d'autres fois très réduite. Nous avons plusieurs fois constaté son absence complète chez le *Bombyx mori*, en divers points, tant de la portion postérieure pelotonnée que des anses dilatées de la portion moyenne.

En admettant les données que nous venons d'exposer, il n'est pas difficile d'expliquer hypothétiquement cette répartition inégale du grès dans la glande.

Dans le cas des anses dilatées, les cellules constituant la paroi se trouvaient comprimées outre mesure par l'énorme dilatation résultant de l'accumulation de la soie dans cette région. Il est probable qu'elles ne sécrétaient plus guère dans ces conditions anormales, et les derniers produits du grès émis par elles avaient sans doute été emportés par le glissement de la colonne.

Son absence fréquente et son aspect souvent homogène dans la portion postérieure de la glande s'expliquent assez naturellement. Les produits accessoires ou de rebut, que les cellules y déversent avec la soie, sont sans doute emportés vers le haut de la glande. Tandis que la partie antérieure de l'organe peut contenir des produits du grès venus des parties situées plus bas, la partie postérieure, au contraire, ne renferme que ceux qu'elle a sécrétés elle-même. Ces produits étant donc moins abondants, moins accumulés dans la région postérieure, on conçoit que la couche corticale y soit plus riche en soie, et, par suite, plus brillante, plus homogène, et même qu'elle se confonde parfois avec le cylindre central.

Signalons encore une particularité que nous rappellerons plus tard : la substance corticale, dans la région conductrice du tube, est répandue autour du fil central d'une façon encore plus irrégulière. On constate même son absence; c'était le cas dans l'objet représenté FIG. **6** et **7**, PL. I. D'autres fois, au contraire, elle constitue une gaîne épaisse, ou même des grumeaux volumineux et irréguliers, FIG. **9**, PL. III.

b) *Cylindre central.*

Nous avons déjà dit que sa substance est transparente et homogène. Ce n'est pas cependant qu'on n'y doive distinguer aucune région d'aspect particulier, car il n'est pas identique à lui-même en tous points de sa longueur. Si nous le considérons depuis le fond de la glande jusqu'à l'orifice de la filière labiale, nous constatons d'abord qu'il prend une consistance de plus en plus ferme à mesure qu'il approche de cet orifice.

L'examen d'une série de coupes transversales, choisies à différents niveaux de la glande depuis le fond jusqu'à la filière, nous montre en outre qu'il est parfois constitué de plusieurs enveloppes emboîtées.

En général, il a la forme d'une tige cristalline entièrement homogène dans la portion inférieure du tube. Dans les anses dilatées de la région moyenne, au contraire, cette tige centrale s'entoure d'une ou de plusieurs couches de substance d'aspect légèrement différent, souvent plus fortement teintées par les réactifs colorants, mais toujours nettement séparées par une ligne très régulière. Nous avons compté jusqu'à quatre enveloppes de ce genre chez le *Bombyx mori*; l'une d'elles était très souvent jaune et légèrement granuleuse. La FIG. **6**, PL. III, montre la substance centrale composée d'une tige cristalline, tc^1, entourée d'une gaîne, tc^2, qui était un peu plus colorée et comprise elle-même dans la couche corticale, *cc*; cette figure appartient au *Pieris brassicae*; mais c'est chez le *Bombyx mori*, que nous avons observé les plus grandes complications de la substance centrale.

Nous n'avons pas découvert la signification particulière de ces couches distinctes; on pourrait admettre qu'elles représentent des produits de composition peu différente, sécrétés à des instants divers de la vie larvaire. Il n'est pas impossible qu'il se soit produit entre le dépôt d'une de ces couches et celui de la couche extérieure un moment d'arrêt dans la sécrétion, arrêt qui correspondrait à la période de repos complet qui précède chaque mue. On pourrait arriver à décider la question expérimentalement.

Mais une autre hypothèse pourrait aussi fournir l'explication de la présence de ces couches.

Remarquons, en effet, que c'est surtout dans la partie moyenne dilatée, ainsi que dans la partie de la région postérieure qui l'avoisine, qu'on observe le plus communément des couches enveloppantes; c'est là aussi que nous les avons vues le plus nombreuses chez le *Bombyx mori*. Il se pourrait donc que ces gaînes soient formées d'une substance sécrétée dans les parties inférieures de la glande, et qui aurait cheminé autour de la tige centrale pendant que les anses parallèles se dilataient; en effet, la masse énorme de soie contenue dans cette portion moyenne de l'organe ne paraît pas être le produit des cellules épithéliales de la région toutes seules; elle doit venir en partie des cellules qui composent la longue portion postérieure pelotonnée, Pl. I, fig. 1.

Quoi qu'il en soit, nous pensons que ces zones distinctes, mais peu différentes, de la substance centrale sont destinées à se fusionner en une substance unique qui constituera le fil de soie. On les trouve même déjà fusionnées avant que le filage n'ait commencé; ainsi nous avons vu dans plusieurs *Bombyx mori*, commençant à jeter leurs premiers fils, la partie antérieure de la dernière anse dilatée remplie d'une seule substance cristalline homogène, bien que plus bas on put y distinguer plusieurs zones différentes. C'est précisément en ce point que la couche corticale faisait défaut, ainsi que nous l'avons dit.

Quelle que soit la constitution de la substance centrale, si l'on en suit la portion interne, que nous appelons tige cristalline, on constate toujours qu'elle se continue directement, dans la portion conductrice, avec un filament très aminci, qui possède une consistance plus ferme et qui d'ordinaire se colore fortement par le vert de méthyle. Ce filament terminal, réuni à celui qui sort de l'autre glande, constituera le fil de cocon.

Il ne présente pas toujours la même disposition dans la cavité de la portion conductrice.

Tantôt il court directement et tout droit vers le canal fileur. Mais d'autres fois on l'y trouve pelotonné sur lui-même, et, chose assez singulière, la gaîne corticale ne suit pas les circonvolutions qu'il décrit. Il s'incurve et se replie sur lui-même à l'intérieur de cette gaîne qui reste presque rectiligne. C'est ce que l'on constate facilement tant par l'examen des canaux montés en entier que par celui des coupes. La fig. 10, Pl. III, représente une section transversale passant dans un peloton compliqué où le rasoir a rencontré plusieurs fois le fil toujours logé dans son épaisse gaîne de grès. A ce niveau le fil de soie absorbe toujours le vert de méthyle avec beaucoup plus d'intensité que le grès.

Nous avons remarqué que le fil terminal ne se trouve pelotonné que dans les larves tuées pendant la période de repos des glandes; pendant le filage il est toujours rectiligne. Ce fait prouve, comme l'observation directe de l'animal filant, que la soie n'est pas déversée au dehors par la glande; mais qu'elle en est extraite par étirement. Pendant que l'animal ne file pas, la soie, continuant à se produire en arrière, refoule le fil terminal et le pelotonne sur lui-même dans sa gaîne visqueuse; mais dès qu'il se met à filer, ces pelotons sont dévidés par l'avant et le fil redevient rectiligne.

L'étude de tous ces phénomènes donnera des résultats beaucoup plus intéressants quand elle sera reprise au point de vue chimique; notre but, en les signalant, est simplement de planter quelques jalons sur ce terrain peu exploré.

Remarque.

» Toute chenille, dit BREHM, est apte à filer (1). « Cela n'est vrai que jusqu'à un certain point. Nous admettons que toutes les larves de lépidoptères sont munies de glandes filières; peut-être filent-elles toutes au sortir de l'œuf, soit pour s'attacher aux feuilles, surtout pendant la mue, soit pour se construire un abri, nid ou gaîne (microlépidoptères), formé tantôt de soie pure, tantôt de particules étrangères agglutinées par de la soie et semblables aux gaînes des phryganes, soit pour tordre et chiffonner les feuilles des végétaux qu'elles hantent. Mais il est certain que beaucoup de chenilles arrivées à une certaine période de leur vie, sont totalement incapables de filer. Leurs glandes ne contiennent plus qu'un liquide granuleux peu abondant, absolument privé des propriétés de la soie, et ressemblant beaucoup aux restes que l'on trouve dans la glande épuisée des espèces fileuses après l'achèvement du cocon. Nous avons fait cette remarque chez plusieurs espèces; citons les noctuelles, l'*Acherontia atropos*, le *Bombyx mori*, plusieurs sphingides et différentes vannesses.

2° *Sécrétion des glandes de Filippi.*

Mode de leur sécrétion.

Nous avons décrit la singulière structure des glandes de FILIPPI où presque toutes les cavités, du moins chez le *Bombyx mori*, le *Cossus ligniperda*, l'*Acherontia atropos* et d'autres espèces que nous avons examinées,

(1) BREHM : Merveilles de la nature. Traduit par KUNCKEL D'HERCULAIS, p. 234.

sont de nature vacuolaire. Le liquide qui remplit ces vacuoles passe d'une cavité à l'autre et finit par aboutir à l'extrémité ouverte du tube cuticulaire, qui le conduit dans le canal où rampe le fil de soie.

Ce mode d'excrétion de la substance élaborée par les cellules glandulaires est complétement différent de celui de la sécrétion de la soie. Tandis que celle-ci, comme nous l'avons vu, est un phénomène de suintement, une filtration particulière, le fonctionnement des lobes de la glande de Filippi est au contraire un déversement direct du produit accumulé dans les cellules, et se rapproche de celui des cellules caliciformes, ainsi que nous l'avons déjà dit en décrivant la structure de l'appareil.

Notons cependant que certaines cellules de l'organe pourraient bien déverser leur produit, comme les cellules sériciqènes, par une sorte de filtration à travers une membrane cellulaire; ce sont les cellules qui constituent le canal excréteur. Les vacuoles qu'elles contiennent prouvent qu'elles élaborent la même substance que les cellules des lobes. Ces vacuoles, sans doute, peuvent communiquer avec celles qui sillonnent ces derniers. Mais il n'est pas impossible qu'elles déversent aussi leur produit directement dans la lumière du canal cuticulaire. La paroi de celui-ci possède, en effet, la même constitution que la cuticule du tube fileur et de la portion conductrice des glandes; rien ne prouve donc qu'elle soit imperméable, car les trabécules qui la composent peuvent-être séparées par des espaces vides, et l'aspect grossier des trabécules radiales, ainsi que leur grand écartement, semble indiquer que cette membrane contient des voies ouvertes au passage des liquides. Nous ne parlerons pas de *canaux poreux* (Porenkanäle), parceque cette expression correspond à une interprétation aujourd'hui surannée de la structure des membranes; mais, en fait, il peut exister dans les cuticules des espaces ouverts, capables de remplir la fonction qu'on attribuait à ces canaux. Rien ne prouve donc qu'une partie du liquide produit par les cellules du canal excréteur ne passe pas directement du cytoplasme et de ses vacuoles dans la cavité du conduit cuticulaire.

S'il en était ainsi, l'on trouverait représentés dans les glandes de Filippi les deux grands processus auxquels nous croyons pouvoir ramener la plupart des cas de sécrétion connus chez les animaux : la filtration et le déversement direct.

Usage.

Nous manquons absolument de données positives au sujet du rôle que peut jouer dans la fonction sericigène le liquide produit par la glande de Filippi. Helm émet l'avis que ce liquide intervient dans l'opération du filage, et qu'il sert à faire adhérer les fils de soie. Nous n'avons aucune raison de combattre cette manière de voir; nous ferons simplement remarquer que le grès, contenu dans la couche corticale du cylindre qui remplit les glandes sericigènes, paraît beaucoup plus propre à remplir cette fonction; il est très visqueux et collant, et par sa masse il l'emporte certainement sur la faible quantité de liquide que l'on peut s'attendre à voir sortir d'organes aussi minuscules que les glandes de Filippi.

Il est donc permis de faire au sujet du rôle de ces glandes une autre hypothèse. Nous nous demandons si leur produit n'a pas sur la soie qui sort des tubes glandulaires une action modificatrice, une action coagulante, peut-être. Il se pourrait que la différence de consistance et d'affinité pour les matières colorantes, que présente en avant le fil de soie rampant dans le tube fileur et les deux tubes conducteurs, soit due à l'action du liquide qu'elles y déversent.

3° *Fonctionnement de la presse du tube fileur.*

Nous avons décrit la structure de cet appareil d'après la fig. **2**, Pl. I, qui en représente une coupe transversale; il nous reste à dire un mot du rôle qu'il peut bien jouer dans le mécanisme du filage.

Les auteurs nous fournissent peu de données positives à ce sujet.

Lyonet ayant mis à découvert une foule de muscles voisins de la » filière « — c'est sous ce nom qu'il désigne toute la partie antérieure du tube fileur, y compris le cylindre de la presse, — émet l'avis que cette portion est animée de mouvements. Il appelle ce cylindre » pièce écailleuse «, et voici comment il s'exprime au sujet du rôle qu'il lui attribue :

» Il est assez probable que cette pièce écailleuse, qui doit avoir son » usage, sert, au moyen des muscles piramidaux, de pompe pour attirer la » matière soyeuse qui est dans les vaisseaux soyeux, et de seringue pour la » faire sortir au dehors. «

Helm combat cette manière de voir, et pense que cet appareil agit comme une presse et sert à donner aux fils réunis qui courent dans le canal commun, la forme d'un ruban aplati qu'ils possèdent dans le cocon.

Qu'il agisse comme une presse sur les deux fils de soie réunies, cela nous paraît indubitable.

La FIG. 2, PL. I, ne laisse aucun doute à ce sujet.

En effet, il est de toute évidence que si les muscles supérieurs et inférieurs se contractent en même temps, la crête longitudinale qui fait saillie dans la lumière du tube chitineux sera relevée, et cessera de comprimer les fils de soie qui courent sous elle.

La force qui produit cette pression de la crête contre la face inférieure de la lumière, c'est évidemment l'élasticité de l'épaisse paroi du tube chitineux. Ce qui le prouve c'est la position et le mode d'insertion de tous les muscles, particulièrement des muscles latéraux. Si ces derniers se contractent au même moment, ils ne peuvent en effet produire d'autre résultat que l'écartement des deux parois latérales du cylindre. Cet écartement, par lui seul, doit avoir pour effet de faire remonter la crête saillante qui appartient à la paroi supérieure, et qui de son côté est relevée directement par des muscles propres. Ainsi l'action de tous ces muscles concourt au même but : le relèvement de la crête et la dilatation de la lumière sémilunaire. Elle combat l'élasticité de l'épaisse lame chitineuse qui constitue la paroi inférieure et les deux parois latérales du cylindre. Leur puissance indique que cette élasticité est une force considérable et que, par suite, la crête longitudinale est capable d'exercer sur le fond de la lumière, ou sur les fils, une pression très intense.

Cet appareil constitue donc une sorte de laminoir, d'une structure simple et admirablement conçue, et d'une grande précision.

Mais quel effet produit-il sur le fil de soie qui passe dans sa lumière?

Sans doute HELM a raison de dire qu'il donne au fil de soie la forme de ruban aplati qu'on lui reconnaît au sortir de la filière mentonnière. C'est en passant par sa lumière aplatie qu'ils prennent cette forme; ils s'y trouvent obligés de se placer l'un à côté de l'autre, et ils sont empêchés de se rouler l'un autour de l'autre en torsade. Mais il nous paraît que l'action de cette presse sur les deux fils est plus puissante que cela; nous pensons qu'il faut lui reconnaître au moins quatre usages distincts.

1° Il modifie notablement le diamètre et la forme des deux fils primaires accolés, et les régularise.

En effet nous avons fait les remarques suivantes :

a) Le diamètre du fil, avant qu'il n'ait traversé la presse, est assez irrégulier. C'est chez le *Cossus* que nous avons observé les plus grandes

variations sous ce rapport; à des ventres assez développés l'on voyait parfois succéder, sur un même fil examiné à plat, des rétrécissements réduisant le cordon de soie à l'épaisseur d'une bactérie ordinaire. Après avoir traversé la presse, il est, au contraire, extrêmement régulier.

b) Le diamètre de chacun des deux fils primaires est beaucoup moins fort dans la portion du tube fileur qui précède la presse que dans cette partie, et au delà. C'est ce que prouve la comparaison des FIG. **2**, PL. I, et FIG. **11**, PL. III, qui représentent, l'une la section de la presse avec les deux fils de soie, *f*, contenus dans sa lumière, et l'autre la section de la portion postérieure du canal fileur, tout près de la presse, et des deux fils qu'elle contient. Il est donc hors de doute que la presse amincit le fil qui la traverse.

L'épaisseur du fil, comme on sait, est notablement plus faible à l'intérieur du cocon, c'est-à-dire dans la dernière enveloppe, non dévidable, que dans la bourre qui représente les premiers fils jetés, FIG. **12** et **13**, PL. III. Ce fait peut s'expliquer d'une façon plausible. Pour obtenir un fil épais l'animal doit dilater notablement la lumière du canal. A cet effet ses muscles conoïdes doivent se contracter et combattre l'élasticité des parois du cylindre chitineux. Cette contraction, entretenue pendant les trois jours et demi que dure la formation du cocon, doit fatiguer considérablement ces organes et la diminution du diamètre des fils, qu'on observe à la fin du travail, doit provenir de l'état de demi-relâchement dans lequel ils finissent par tomber.

Disons à ce propos que le fil qui sort de la glande à la fin du travail d'encoconnement de la larve diffère du fil de la bourre et de la trame, non seulement par l'infériorité de son diamètre, mais encore par la plus grande épaisseur de sa gaîne de grès. On peut vérifier ce fait au microscope.

C'est probablement ce qui explique pourquoi la dernière enveloppe n'est pas dévidable, et ne peut être exploitée que par le cardage; les fils y sont plus fortement unis entre eux que dans les autres parties du cocon, en même temps qu'il deviennent plus cassants, étant plus minces. Ces fils sont aussi plus aplatis, FIG. **13**, PL. III. Cette remarque confirme encore notre manière de voir, car elle suppose que la crête saillante a agi plus fortement et, par suite, que les muscles conoïdes étaient plus relâchés.

c) La forme des deux fils est modifiée par leur passage à travers la presse : de cylindrique qu'il était, chacun d'eux devient aplati. C'est un fait sur lequel l'attention des auteurs ne s'est pas fixée.

Le fil de cocon est aplati, non seulement parce qu'il est formé de l'union de deux fils primaires juxtaposés, mais encore parce que chacun de ces derniers a lui-même une forme aplatie.

La comparaison de la FIG. 11, PL. III, dont nous venons de parler, avec les FIG. 12 et 14, qui ont trait au fil pris dans la bourre du cocon, démontre suffisamment que le passage à travers la presse a une influence sur la forme des deux fils primaires, aussi bien que sur leur diamètre.

2° Il régularise aussi la couche de grès qui entoure ces fils.

L'observation des fils après et avant leur passage dans la presse démontre aussi ce fait. Rappelons que la substance corticale forme souvent des amas irréguliers, des grumeaux, dans la partie moyenne de la portion conductrice. Au-delà de la presse, le grès, qui provient de la substance corticale ou de celle-ci mêlée avec le produit des glandes de FILIPPI, constitue toujours une gaîne régulière. Notons cependant que sur le fil de cocon examiné au microscope, ce grès présente souvent des empâtements, des varicosités, des fendillations, FIG. 14, PL. III; mais ces accidents sont dus aux contacts que le fil et sa gaîne de grès subissent après leur sortie de la filière.

3° Mais la presse du tube fileur doit avoir un autre usage, très important encore pour la larve fileuse. C'est celle d'immobiliser le fil en le comprimant comme dans une tenaille.

Chacun sait, en effet, que les larves de lépidoptères font sortir le fil de leur appareil séricigène par un véritable étirement. Elles ne peuvent allonger ce fil qu'en en fixant l'extrémité à un obstacle et en éloignant ensuite leur tête de cet obstacle. C'est ce dont il est facile de se convaincre en observant une chenille en train de filer son cocon. Elles sont dépourvues de la faculté de projeter leur fil, comme le font les araignées.

Si donc elles n'avaient pas le pouvoir d'arrêter la sortie de leur fil de soie, il s'en suivrait pour elles de nombreux désavantages. Ainsi, qu'une larve gisant sur une feuille vienne à en être détachée par le vent, son fil, étiré par le poids de son corps, se déviderait rapidement; elle n'éviterait pas la chute et dépenserait en pure perte une grande quantité de soie.

Comment d'autre part les larves ayant fixé leur fil pourraient-elles entreprendre, sans dévider inutilement leur réserve, les longues pérégrinations qu'elles doivent accomplir parfois pour chercher leur nourriture? Comment ces larves pourraient-elles casser leur fil? Ce serait impossible; et pourtant elles le font. Comment enfin une tortricide pourrait-elle déterminer l'enroulement ou le rapprochement des feuilles qu'elle coud avec sa soie?

Si l'on suspend une larve par son fil, le poid de son corps n'entraîne nullement la soie hors de l'appareil; ce n'est guère qu'en lui imprimant à l'improviste des mouvements saccadés qu'on arrive à prolonger ce fil, et on

le casse plutôt que de le faire céder. Cependant nous nous sommes assuré, en observant une larve filant, qu'une force moindre que le poids du corps suffit à faire sortir la soie de l'appareil. Cela se constate en présentant à l'animal des objets quelconques moins lourds que lui ; il ne se refuse pas à y fixer son fil, et en s'en éloignant, loin d'entraîner l'objet, il étire sa soie.

Il faut donc que les larves de lépidoptères aient à leur disposition un moyen d'arrêter leur fil. Ce moyen leur est fourni par la presse de leur tube fileur, et c'est là, répétons-le, un des usages les plus importants de cet appareil.

4° Ajoutons enfin une hypothèse au sujet d'une quatrième fonction que pourrait bien remplir la presse. C'est celle de faire saillir le fil de soie hors de la filière mentonnière, lorsque par accident ou volontairement la larve l'a rompu.

Est-ce à dire que nous admettons avec Lyonet que la presse fonctionne comme une pompe aspirante et foulante ! Loin de là ; nous avons dit par quels mouvements la larve étire son fil. Mais s'il était démontré que le cylindre chitineux de la presse est susceptible d'être porté en avant, sous l'action de certain muscles, pendant que la crête comprime le fil, il est certain que d'une part la portion de fil qui est contenue dans le segment postérieur du tube fileur serait tirée vers l'avant, et que d'autre part le tronçon situé dans le segment antérieur serait poussé dans le même sens. Si la paroi du tube, qui devient mince dans le tronçon contenu dans la filière mentonnière, est quelque peu flexible et susceptible d'être plissée, le fil de soie qui, à ce niveau, est déjà assez rigide pourra être poussé assez loin pour sortir de cet organe ; la moindre saillie qu'il y fera sera suffisante pour que la larve puisse le faire adhérer à un obstacle, et recommencer son étirement.

En fait, si nous avions observé des muscles longitudinaux insérés au cylindre chitineux, nous n'hésiterions pas à admettre les déplacements exigés par notre hypothèse. Malheureusement nous n'avons pratiqué dans la lèvre que des coupes transversales ; elles contiennent des fibres longitudinales, mais ces fibres y sont dérangées de leur position naturelle et mal sectionnées ; nous ne possédons pas la notion exacte de leurs points d'insertion précis. Des coupes longitudinales nous renseigneraient mieux sur ce détail, ainsi que sur la direction des fibres figurées dans la coupe transversale, fig. **2**, Pl. I. Les fibres supérieures, si l'on en croit Lyonet, sont obliques et capables de tirer le cylindre en avant, en même temps que de l'attirer vers le haut. Ces coupes nous apprendraient encore si d'autres muscles peuvent

agir soit directement soit indirectement sur le cylindre, et le mouvoir dans le sens longitudinal. Lyonet n'hésite pas à affirmer l'existence de ces mouvements, et il décrit des faisceaux musculaires situées sous l'appareil comme étant des » muscles moteurs de la filière «, c'est-à-dire de tout le tube fileur. (Voir sa planche xv, fig. 1, AB.)

En somme, il est donc probable que ces mouvements se produisent, et qu'ils assistent la larve à rattrapper le bout de son fil brisé. Dans l'hypothèse contraire il faudrait admettre que la pression interne peut suffir à pousser la soie au dehors; mais, répétons-le, on n'a jamais vu une larve lancer un fil, et pour que la *vis à tergo* soit capable de faire saillir le bout de la soie quand l'animal ouvre sa presse, il faudrait que le fil mince qui est logé dans la portion conductrice soit déjà doué d'une consistance assez ferme et même d'une grande élasticité. En effet nous avons vu que ce fil, quand la larve ne file pas, s'enroule plus ou moins dans les parties postérieures à la presse. Quand celle-ci est serrée, il est clair que la *vis à tergo* ne peut que compliquer davantage l'enroulement, le pelotonnement de ce fil; si une force peut faire saillir le bout du fil quand la presse s'ouvre, ce ne peut être que le ressort même de la soie pelotonnée. Mais ceci lui suppose une élasticité que l'on ne peut guère lui accorder, puisque la déformation que la presse lui fait subir suppose qu'elle possède encore plus loin une certaine plasticité.

CONCLUSION.

Résumons brièvement, en terminant, l'ensemble des données que nous ont fourni ces recherches sur la fonction séricigène des larves de lépidoptères.

Les cellules épithéliales, formant la paroi des glandes séricigènes, élaborent une substance visqueuse complexe qui, dans certaines conditions, peut s'accumuler sous une forme visible dans leur cytoplasme et dans leur noyau. Le noyau prend donc part aussi à la production de cette substance.

La matière séricigène passe dans la cavité du tube glandulaire en traversant, par un phénomène qui tient plutôt de la filtration que de la diffusion, la membrane mince, mais bien nette, qui ferme la face sécrétante des cellules.

Les glandes séricigènes des lépidoptères appartiennent donc au groupe des glandes à suintement.

Cette matière constitue la couche corticale du cylindre de matière visqueuse qui remplit l'organe.

Dans cette couche corticale il s'opère un travail de triage, qui est soit un phénomène de nature chimique, soit une simple séparation physique d'éléments déversés ensemble par la cellule, et qui a pour résultat l'isolement d'une substance hyaline, laquelle finit par s'accumuler au centre du tube glandulaire sous la forme d'une tige cristalline.

Cette tige sera étirée par la larve en un fil mince qui, réuni à celui qui sort de l'autre glande, formera le fil de cocon.

On remarque que la partie supérieure de cette tige subit des modifications; elle devient plus ferme et ordinairement plus avide de matières colorantes.

Pendant la période où la larve ne file pas, cette partie supérieure se pelotonne plus ou moins sur elle-même, parfois en restant incluse dans la gaîne corticale demeurée rectiligne.

Les deux fils primaires s'unissent dans le tube fileur de manière à constituer un ruban aplati.

En subissant l'étirement, pendant le filage, ces fils entraînent avec eux la substance corticale; celle-ci comprend les résidus du triage qui s'est opéré dans le produit déversé par les cellules, et, éventuellement, un peu de soie non encore séparée.

La substance corticale, de concert peut-être avec le produit des glandes de Filippi, qui se répand dans la portion conductrice de la glande, constitue le grès du fil de cocon.

Les glandes de Filippi sont creusées de cavités vacuolaires qui font passer leur contenu dans le canal excréteur cuticulaire, communiquant librement avec ces cavités.

Elles appartiennent donc au type des glandes à déversement direct.

Il paraît évident que le produit de ces glandes doit avoir un usage dans le dernier acte de la fabrication du fil de soie; mais on peut se demander si cet usage consiste : *a)* dans l'addition d'une substance visqueuse nouvelle destinée à faire adhérer les fils, ou bien : *b)* dans une action chimique quelconque ayant pour effet de les durcir.

La soie n'est pas déversée au dehors par la glande, comme le produit liquide d'autres organes glandulaires; elle en est étirée par la larve qui, après avoir fixé son fil à un obstacle, s'éloigne de cet obstacle.

Pendant son étirement, le fils traverse un petit appareil formé d'un tube chitineux, dont la paroi invaginée produit dans sa lumière une crête longitudinale. Cette crête comprime les deux fils juxtaposés, par le simple

ressort naturel des parois élastiques. Des muscles puissants sont disposés de façon à combattre ce ressort, à relever la crête, à dilater la lumière à section semi-lunaire du cylindre, et à diminuer, ou même à annuler ainsi la pression de cette crête sur les fils.

L'usage de cet appareil paraît être :

a) De régulariser le fil de soie, de lui donner une forme aplatie et de régler son épaisseur au gré de la larve;

b) D'arrêter le fil comme dans une tenaille quand la larve veut s'y suspendre, le briser ou le tendre;

c) De régulariser la couche de grès;

d) Peut-être aussi de faire saillir le fil de la filière quand il vient à être cassé à l'intérieur de celle-ci, ou quand le bout non fixé s'est trop desséché à l'air pour que la larve puisse encore le faire adhérer à une surface lisse.

La presse du tube impair est donc pour la larve fileuse un outil de première importance.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Bombyx mori.

Grossissements : FIG **2** à **9** : obj. 1/12, oc. 2. FIG. **10** et **11** : obj. apoch. imm. homog., oc. 8.

FIG. **1**. Appareil sériciGène très légèrement grossi. Les trois parties du tube glandulaire s'y distinguent nettement : partie antérieure conductrice, moyenne; — deux anses dilatées, — et postérieure pelotonnée.

On n'a pas observé les proportions naturelles dans la partie antérieure de ce dessin; *p*, presse; *gla*, glandes de FILIPPI.

FIG. **2**. Coupe transversale de la presse du tube fileur passant dans la région moyenne du cylindre chitineux; *ml*, muscles conoïdes. Trois paires. La paire supérieure relève directement la gouttière et dilate la lumière; l'action de la paire inférieure est opposée à celle de la paire supérieure; dans la paire latérale comme dans la paire inférieure, chacune des fibres musculaires possède une action opposée à celle de son homologue. On reconnaît facilement que tous ces muscles contribuent à la dilatation active de la lumière du cylindre chitineux. Mais, comme leur direction est oblique dans le plan de l'axe du tube chitineux, ils peuvent lui imprimer aussi des mouvements de translation dans le sens longitudinal; *m*, épithélium-matrice tant de la cuticule dermique que de la cuticule qui constitue le tube chitineux de la presse; *t*, tendons; *f*, fils de soie dans la lumière sémilunaire de la presse; *c*, cuticule dermique.

FIG. **3**. Coupe longitudinale passant dans la partie supérieure des deux portions conductrices des glandes sériciGènes, ainsi que dans la première partie du tube fileur, canal commun formé par leur union. On y voit aussi une bonne partie des glandes de FILIPPI, avec leur canal excréteur contourné, qui est sectionné en plusieurs tronçons; *g*, gaîne de grès; *fi*, fil interne; *ci*, cuticule interne, striée radialement; *ce*, couche externe, sous-cuticulaire, du cytoplasme, formée de trabécules radiales; *cga*, canal excréteur de la glande annexe ou de FILIPPI; *aga*, lobes ou faux acinis de la glande de FILIPPI; *v*, vacuoles; *n*, noyau.

Dans la partie droite de la figure, on remarque l'extrémité du tube cuticulaire; elle s'amincit en un cône perforé d'un pertuis fort mince.

FIG. **4**. Extrémité du canal excréteur de la glande de Filippi. Le tube cuticulaire s'y ouvre en un large entonnoir, *t*, communiquant directement avec le système vacuolaire ; *v*, vacuoles ; *n*, noyau.

FIG. **5**. Coupe transversale de la partie conductrice des glandes séricigènes, entamant longitudinalement la portion inférieure du canal excréteur des deux glandes de Filippi ; *fi*, fil de soie ; *co*, coagulum ou grumeau de *grès* ; *cga*, canal excréteur.

Les premières cellules des canaux excréteurs n'ont pas la structure vacuolaire qu'elles prennent plus loin.

FIG. **6**. Coupe transversale de la partie conductrice d'une glande séricigène. On y remarque en allant de dedans en dehors : le fil de soie, sans gaîne de grès;

un espace vide ;

le tube cuticulaire, dans lequel les stries circulaires sont très marquées, tandis que les radiales sont à peine visibles ;

la couche radiée sous-cuticulaire du cytoplasme ;

la couche de cellules épithéliales.

FIG. **7**. Tronçon de la même région appartenant à l'autre glande séricigène, de même animal qui a fourni la fig. **6**. On y distingue les mêmes détails, mais on y remarque en plus l'aspect de la surface extérieure du tube cuticulaire. La dernière couche de stries circulaires, voisine du cytoplasme, est très caractérisée et ses stries courent assez irrégulièrement.

FIG. **8**. Partie de la coupe transversale d'une portion conductrice dans laquelle les stries radiales du tube cuticulaire l'emportent sur les stries circulaires ; celles-ci n'y étaient pas visibles.

FIG. **9**. Portion d'une coupe semblable passant en un point où la zone radiée sous-cuticulaire n'existait plus. Les stries radiales, dans le tube cuticulaire, l'emportent sur les stries circulaires dont on voit cependant encore les traces.

Acherontia atropos.

FIG. **10**. Fragment d'un éclat enlevé tangentiellement par le rasoir à la paroi cuticulaire épaisse de la portion conductrice, dans sa partie inférieure, la plus large. On y compte six feuillets striés distincts.

FIG. **11**. Aspect de la dernière couche du tube cuticulaire en un point où les stries radiales l'emportent sur les stries des deux autres systèmes ; la zone radiée sous-cuticulaire y était bien développée.

PLANCHE II.

Bombyx mori.

Grossissement : Obj. 1/12, oc. 4. Les fig. **8** et **9** ont été réduites.

FIG. **1**. Coupe longitudinale de la paroi de la glande, au point d'union précis de la portion conductrice et de la portion productrice ; *ct*, cuticule striée de la portion conductrice ; *ms*, membrane simple de la portion productrice.

FIG. **2**. Coupe longitudinale de la paroi de la portion productrice. La couche corticale du contenu de la glande, dans le haut de la figure, s'est séparée des cellules.

On remarque la section transversale des filaments circulaires ou spiralés de la membrane interne.

La substance pointillée située à gauche de la zone corticale appartient à la colonne centrale.

Noter la forme allongée de la section des bras de noyaux ramifiés que contient le cytoplasme.

FIG. **3**. Coupe transversale de la paroi de la portion productrice; *m*, membrane interne. On y distingue différents tronçons des filaments circulaires qui ont été coupés obliquement.

FIG. **4**. Portion de la membrane interne, vue de face; *grf*, gros filaments appartenant peut être à un seul et même fil spiralé; *pf*, petits filaments unis par des trabécules obliques.

FIG. **5**. Autre aspect de la membrane dans la portion postérieure de la glande; tous les fils sont de force égale.

FIG. **6**. Même membrane — disposition plus irrégulière de son réticulum.

FIG. **7**. Coupe longitudinale dans la région productrice. Dans le bas de la figure l'épithélium a été arraché et séparé de la couche corticale; *grf*, gros filaments de la membrane interne; *fd*, les mêmes filaments détachés de la membrane et pelotonnés; *e*, point où la substance corticale est à nu; la membrane interne ne lui est pas restée adhérente; elle se retrouve en face, sur la cellule épithéliale correspondante.

FIG. **8**. Tronçon de la paroi dans la portion pelotonnée de la partie productrice; *ms*, membrane interne simple, avec ses filaments unis par de fines trabécules obliques.

FIG. **9**. Tronçon semblable La membrane interne *m*, est restée intimement adhérente au contenu cylindrique.

FIG. **10**. Coupe longitudinale dans la portion productrice polotonnée; *m*, membrane interne; *e*, enclaves piriformes logées dans le cytoplasme au voisinage de la membrane; *cc*, cylindre central; *cp*, couche pariétale.

La substance corticale contient des corps sphéroïdaux ou oblongs qui paraissent formés de la même substance que la tige centrale du contenu.

FIG. **11**. Coupe longitudinale dans la paroi de la portion productrice d'une larve encoconnée depuis cinq jours; *mg*, membrane interne encore intacte et séparée du cytoplasme qui est en voie de dégénérescence; *n*, noyaux en dégénérescence; ils ont pris en tout ou en partie une apparence homogène; *v*, vacuoles.

PLANCHE III.

Liparis dispar.

Grossissements : FIG. **1** et **2** : obj. 1/12, oc. 4. FIG. **3** à **6** : obj. 1/12, oc .2. FIG. **7** : obj. D, oc. 4. FIG. **8** à **11** : obj. D, oc. 2. FIG. **12** à **14** : obj. D, oc. 4.

FIG. **1**. Coupe transversale de la partie productrice d'une larve liée pendant 3 jours — sous la ligature; *ec*, enclave dans le cytoplasme; *en*, enclave dans le noyau; *tr*, trachée.

Bombyx mori.

FIG. **2**. Coupe longitudinale radiale de la paroi de la portion productrice — larve prête à commencer son cocon ; *b*, bâtonnets de substance brillante, dans le cytoplasme ; *bc*, bâtonnets semblables, brisés ; *cc*, couche corticale ; *cyc*, cylindre central.

FIG. **3**. Coupe longitudinale tangentielle du même tronçon de glande ; *b*, bâtonnets sectionnés transversalement.

FIG. **4**. Même coupe dans une autre région, où les bâtonnets étaient moins rapprochés ; on remarque entre eux des granules et des trabécules réticulaires ; *b*, bâtonnets ; *n*, noyau.

FIG. **5**. Coupe longitudinale de la paroi de la portion productrice d'une larve atteinte de pébrine. Le cytoplasme est farci de psorospermies ; *e*, enclaves ; *e'*, enclave fusionnées avec la couche corticale qui est ici très brillante ; *cc*, couche corticale ; *m*, membrane interne des cellules sérigènes.

Pieris brassicae.

FIG. **6**. Coupe transversale passant à travers la portion productrice ; tc^1, tige cristalline du canal central ; tc^2, une enveloppe de cette tige appartenant encore au cylindre central ; *cc*, cylindre central ; *cp*, corpuscules formés apparemment de la même substance que la couche *cc* ; cp^1 cp^1, deux de ces corpuscules en voie de se fusionner avec la couche corticale ; cp^2, grand corpuscule paraissant aussi prêt à se fusionner ; *ce*, cellules épithéliales.

Bombyx mori.

FIG. **7**. Coupe transversale de la portion conductrice d'une glande appartenant à une larve qui venait de terminer son cocon ; *cy*, restes du cytoplasme ; *n*, noyau ; *e ex*, enveloppe extérieure de la glande ; elle est fortement gonflée.

FIG. **8**. Coupe transversale de la portion conductrice ; *cp*, couche corticale ou grès ; *f*, fil de soie.

FIG. **9**. Coupe semblable, plus bas ; *cc*, couche corticale irrégulièrement renflée ; *f*, fil de soie ; *c st*, cuticule striée.

FIG. **10**. Coupe semblable ; *cp*, couche corticale ; *f*, fil de soie, la coupe le rencontre plusieurs fois parce qu'il était pelotonné en cet endroit.

FIG. **11**. Coupe transversale de la portion postérieure du canal fileur, non loin de la presse ; *c st*, cuticule striée ; *f*, fils de soie juxtaposés comme dans le fil de cocon, mais encore très épais et cylindriques.

FIG. **12**. Fil de soie pris dans la bourre, c'est-à-dire après l'action de la presse. Chacun des deux fils primaires est plus mince que dans la FIG. **11** et présente une forme aplatie ; *f*, fil de soie proprement dit ; *gr*, grès.

FIG. **13**. Fil de la portion interne non dévidable du cocon. Les fils primaires sont plus grêles et plus aplatis, ce qui provient sans doute de ce que les muscles conoïdes étant fatigués à la fin du travail, la presse les a comprimés plus fortement.

FIG. **14**. Fil de la bourre pris en un endroit où la couche de grès était très abondante et à demi-détachée ; les deux fils primaires ont été séparés, mécaniquement sans doute, pendant le filage.

BIBLIOGRAPHIE.

Malpighi : Dissertatio epistolica de Bombyce, etc., opera omnia. Tome II. Leyde, 1687.

Swammerdam : Bibel der Natur, p. 230.

Leeuwenhoek : Epistola 146, in Epistolæ ad societatem Regiam Anglicam, etc. Leyde, 1719.

Réaumur : Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Paris, 1734. Tome I.

Rösel von Rosenhof : Insectenbelustigungen, III^e^ Th.

Lyonet : Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule, etc., 1762.

Herold : Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge, 1815.

Suckow : Verdauungsorgane der Insecten, in Heus. Zeitschrift, Tome III.

Strauss-Durckheim : Sur la formation de la soie chez les chenilles. Institut, VII, 1839.

Robinet : Mémoire sur la formation de la soie, Institut, XII, 1844.

Meckel : Mikrographie einiger Drusenapparate der niederen Thiere, in Muller's Arch., 1846.

Leydig : Traité d'histologie, 1857.
Ueber feineren Bau der Arthropoden. Muller's Archiv. 1836.

de Filippi : Ricerche anotomico-fisiologiche sul Baco da seta, etc. 1854.

Cornalia : Monografia del Bombice del Gelso. in Memorie dell' I. R. Instituto Lombardio, etc., Vol. VI.

Duseigneur-Kléber : Le cocon de soie. Paris. Rothshild, 1875.

Helm : Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitsch, f. wiss. Zool. Bd. 26. 1876.

Brehm : Merveilles de la nature. Traduit par Kunckel d'Herculais. — Paris-Baillère.

Carnoy : Biologie cellulaire. Van In, Lierre, 1884.
La cytodiérèse chez les arthropodes. La cellule, t. I, 2^e^ fascicule, 1885.

G. Gilson : Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes. La cellule, t. I, II, IV.
Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces, Ibid, t. V, 1^r^ fascicule.

A. Van Gehuchten : Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La Cellule, t. II, 2^e^ fascicule.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 117

I. La soie et les appareils sericigènes.

I. GLANDES SÉRICIGÈNES DES LÉPIDOPTÈRES.

Aperçu sur les recherches de Helm et de ses prédécesseurs . 119
Disposition anatomique des organes 120

I. Structure.

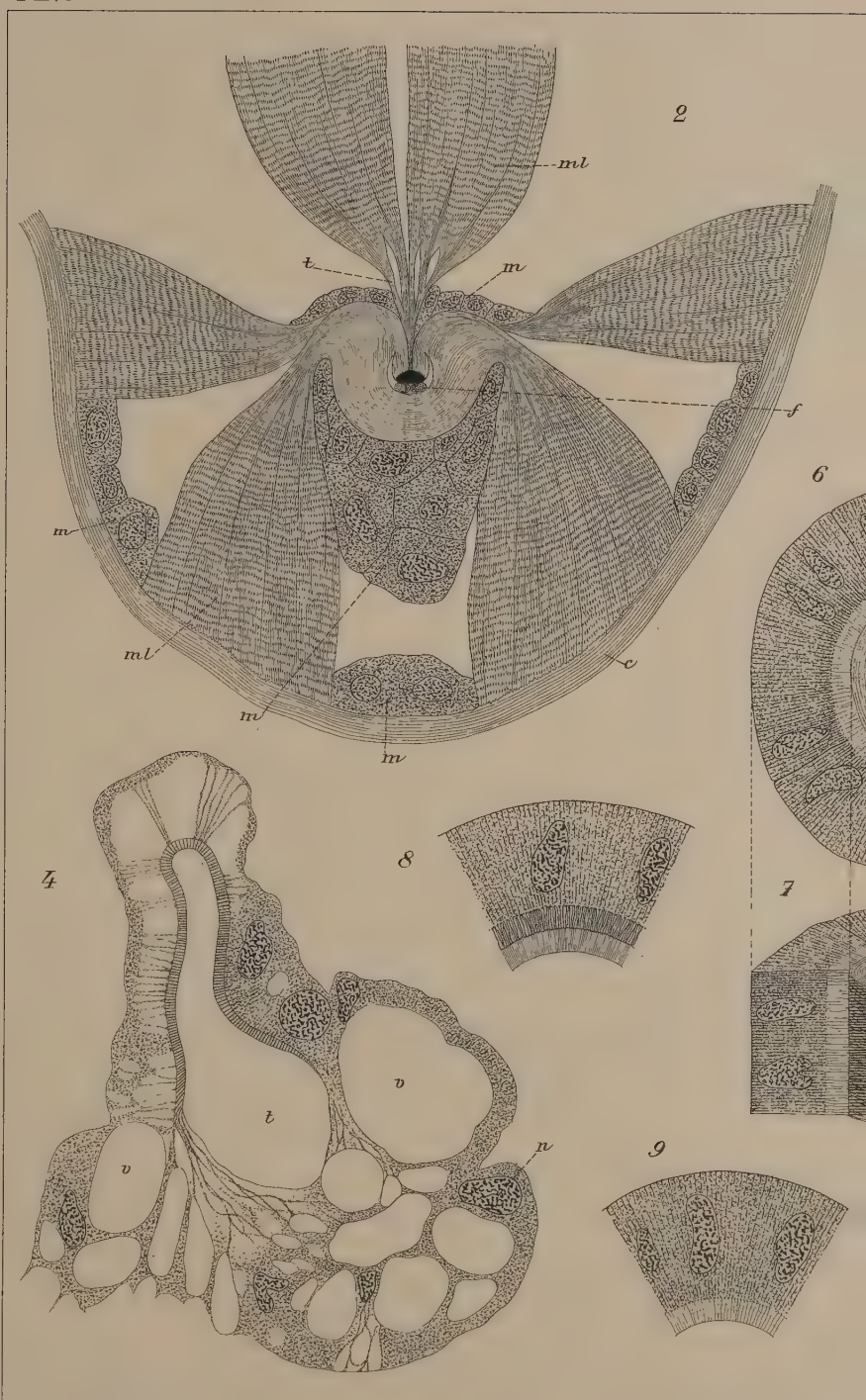
A. TUBES GLANDULAIRES 121
Méthode 121
1° *Portion postérieure ou productrice* . . . 124
Noyau 124
Cytoplasme 125
Membrane 126
Remarque 130
2° *Portion antérieure conductrice* 130
Noyau 130
Cytoplasme 130
Membrane 131
Remarques 133
B GLANDES DE FILIPPI 135
1° *Canal excréteur* 136
2° *Glande* 136
C. TUBE FILEUR 138
Méthode 138
1° *Portion postérieure* 139
2° *Portion moyenne* 139
3° *Portion antérieure* 141

II. Fonctionnement.

DONNÉES FOURNIES PAR LES AUTEURS 141
1° *Sécrétion de la soie* 143
1° *La soie ou la substance qui se transforme en soie est élaborée dans le cytoplasme même* . . 146
2° *La substance élaborée dans la cytoplasme passe dans la cavité du tube glandulaire par un phénomène qui tient plutôt de la filtration que de la diffusion* . 155

3° *La substance déversée dans le canal de la glande y subit une série de transformations.* . . 158
Constitution du contenu de la glande . . 158
a) *Couche corticale*. 159
b) *Cylindre central*. 163
Remarque 165
2° *Sécrétion des glandes de Filippi*. . . . 165
Mode de leur sécrétion 165
Usage 167
3° *Fonctionnement de la presse du tube fileur* . . 167
Conclusion 172
Explication des planches. 175
Bibliographie 179

PL. I

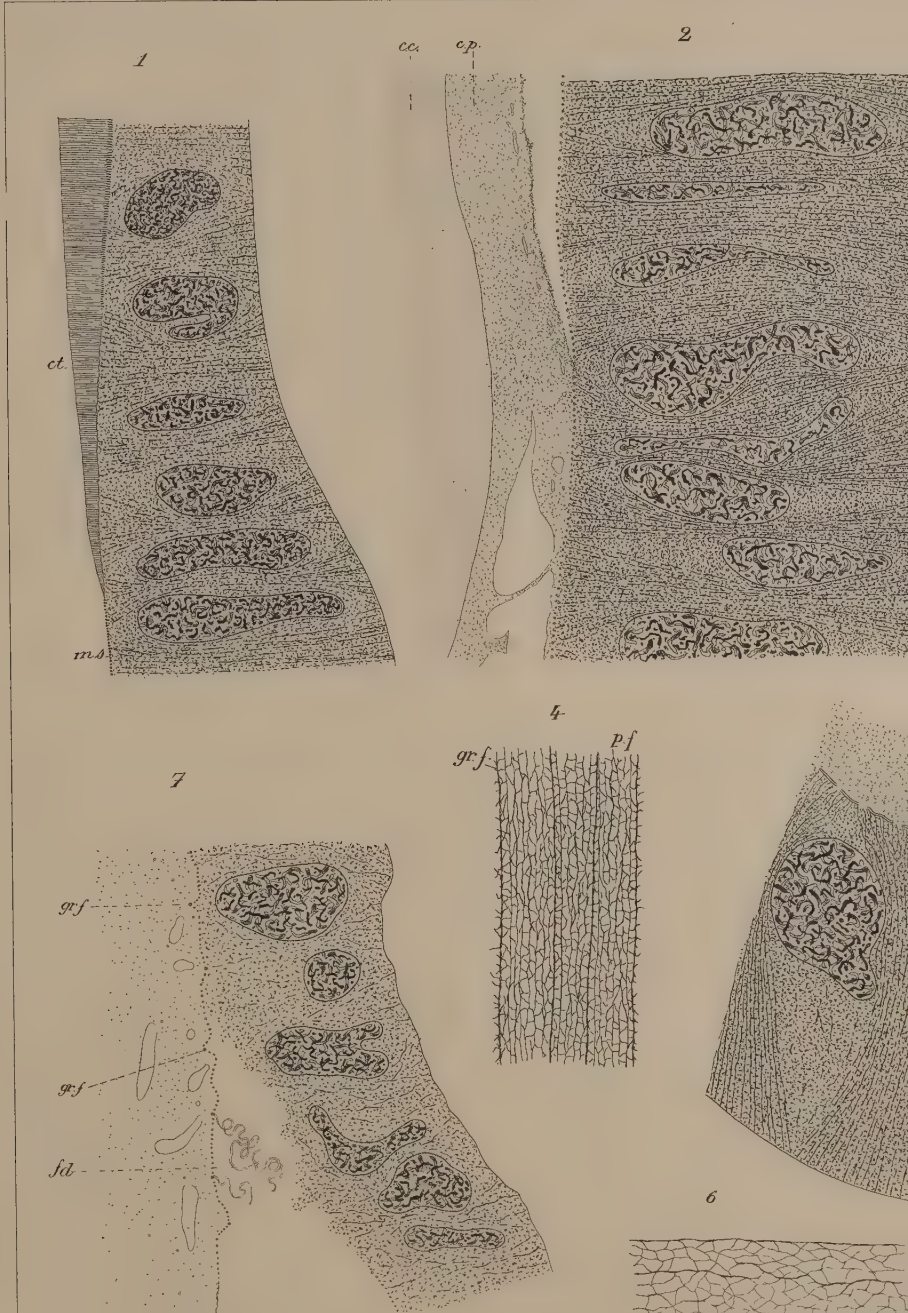


Gustave Gilson, ad. nat. del

umont.

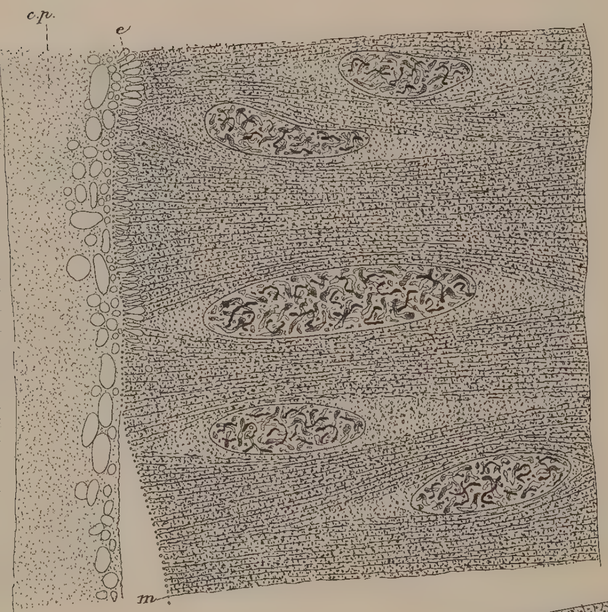
Ferd. Giele, sculp:

PL. II

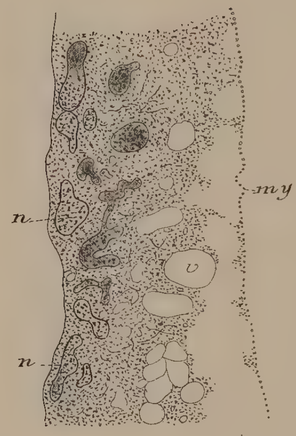


Gustave Gilson, ad nat. del.

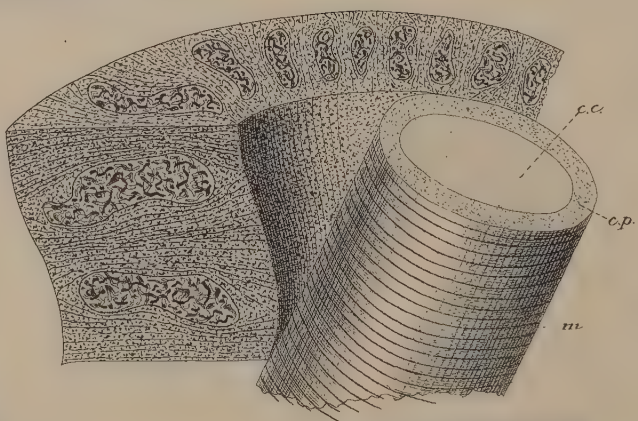
10

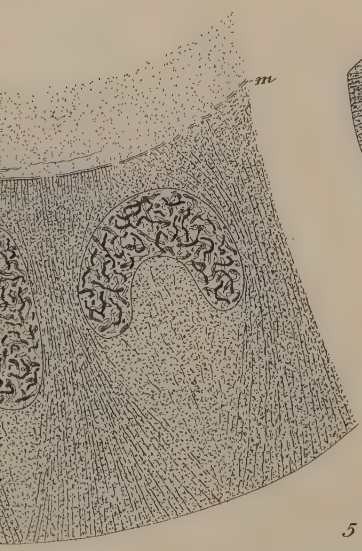


11

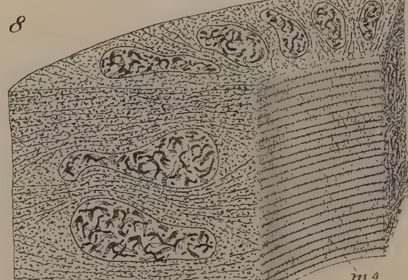


9

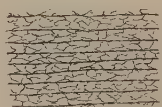




8

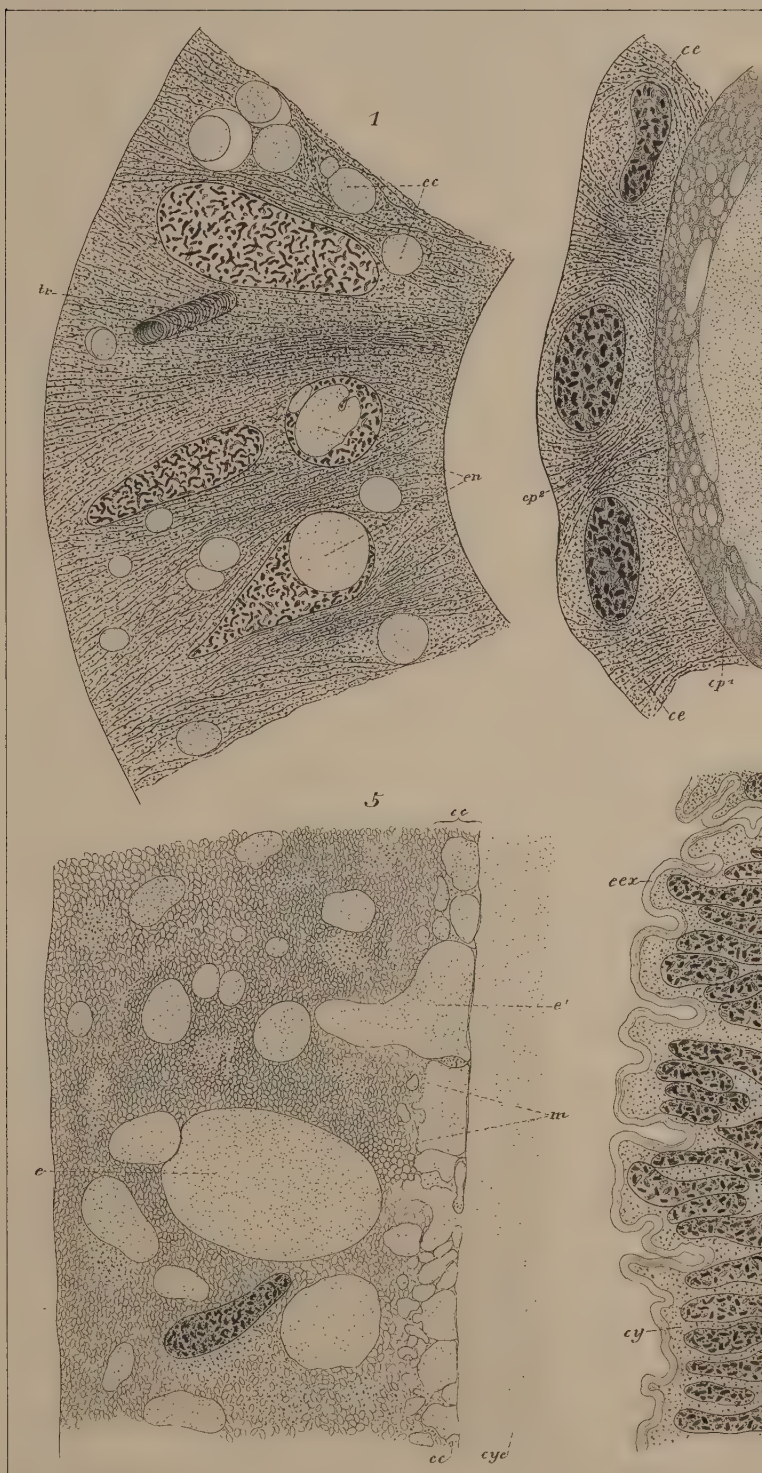


5

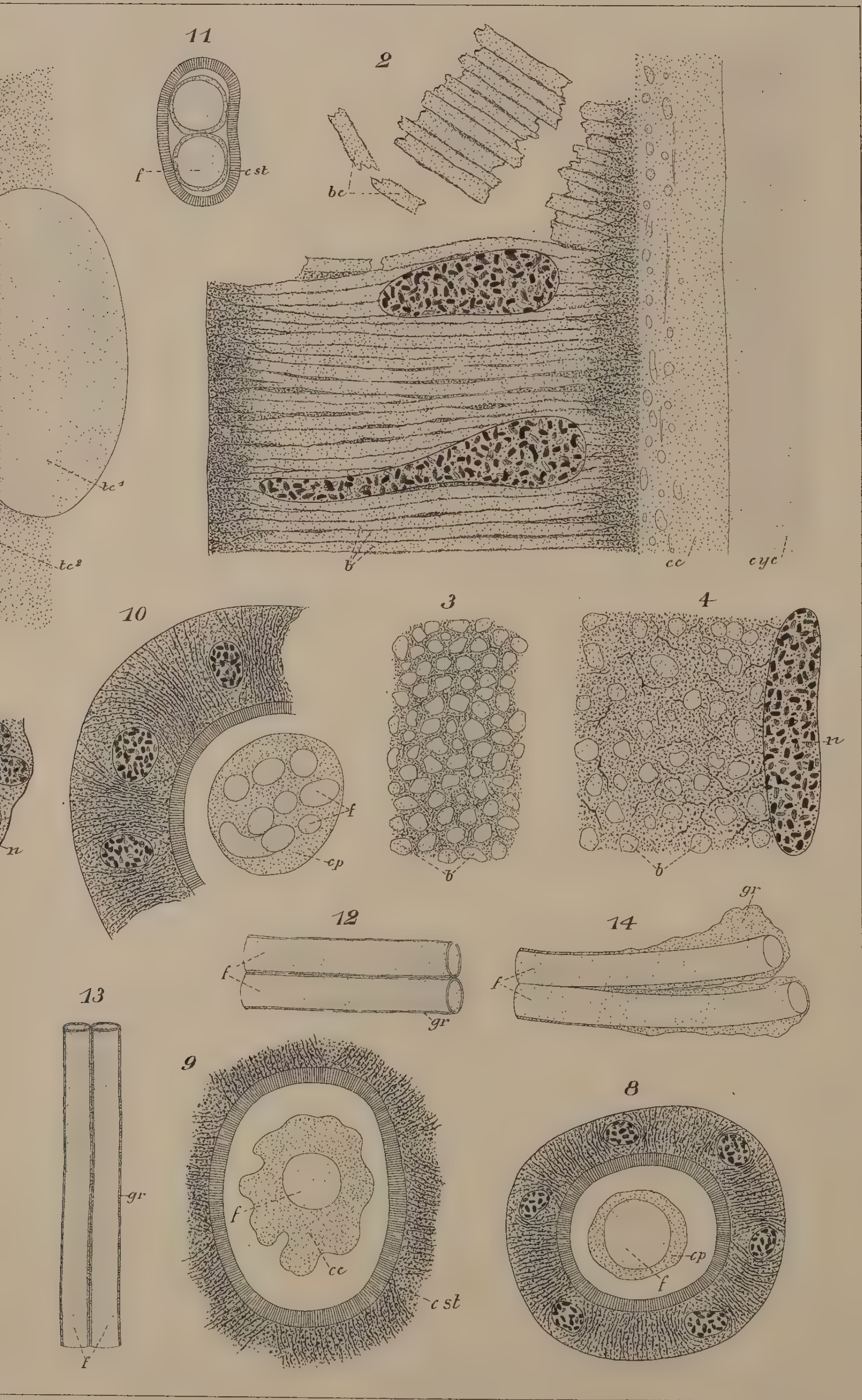


Dumont

PL. III



Gustave Gilson, ad nat. del



Ch. Dumont

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR L'APPAREIL DIGESTIF DE LA LARVE

DE LA

PTYCHOPTERA CONTAMINATA

PREMIÈRE PARTIE.

Étude du revêtement épithélial

ET

Recherches sur la sécrétion.

PAR

A. VAN GEHUCHTEN

PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 1 *juillet* 1890.*)*

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR L'APPAREIL DIGESTIF DE LA LARVE

de la PTYCHOPTERA CONTAMINATA.

INTRODUCTION.

Nos connaissances concernant les modifications qui surviennent dans les cellules glandulaires pendant la sécrétion sont encore bien récentes. Elles datent à peine d'une vingtaine d'années. Il est bien vrai que LEYDIG (1), en 1857, avait déjà signalé certaines différences dans les cellules glandulaires de l'estomac des batraciens; et que CL. BERNARD, en 1864, a remarqué des modifications de structure dans l'épithélium des glandes salivaires, « suivant qu'on les observe pendant l'état de sécrétion active ou dans les intervalles de celle-ci à l'état de repos » (2). Ce n'est pourtant qu'en 1868 que HEIDENHAIN (3), après avoir porté la glande sous-maxillaire du chien à une sécrétion abondante par l'excitation soutenue de la chorde du tympan, compara l'état de ces cellules en activité avec d'autres cellules glandulaires plus ou moins au repos. Il signala, le premier, les modifications morphologiques intéressantes qui surviennent dans les cellules glandulaires, modifications si importantes pour la théorie de la sécrétion.

Depuis les travaux de HEIDENHAIN, un grand nombre d'histologistes et de physiologistes ont étudié les glandes du tractus intestinal. Tous ont constaté des différences considérables entre les cellules examinées avant, pendant et après la sécrétion, mais l'explication qu'ils en donnent n'est pas la même.

---

(1) LEYDIG : *Lehrbuch der Histologie*, 1857, p. 317.

(2) CL. BERNARD : *Du rôle des actions réflexes paralysantes dans le phénomène des sécrétions;* Journal de l'anat. et de la physiol., 1864, p. 507.

(3) HEIDENHAIN : *Beiträge zur Lehre von der Speichelsecretion*; Studien des physiolog. Instituts zu Breslau, 1868.

Deux théories furent longtemps en présence :

Pour Heidenhain, les cellules de la glande sous-maxillaire du chien, et des glandes muqueuses en général, présentent la dégénérescence muqueuse: la cellule remplie de mucus est destinée à être rejetée en même temps que les produits de sécrétion. Les cellules ainsi dégénérées tombent dans la cavité glandulaire, et sont remplacées par une nouvelle génération de cellules : « Es findet bei der Hundesubmaxillaris, dit Heidenhain, eine fortwährende Entwicklung von Schleimzellen statt, die bei dem Vorgange der Sekretion behufs der Schleimbildung zerstört und durch junge, nachwachsende Elemente ersetzt werden (1) ». Pour cela il s'appuie sur ce fait, que l'excitation de la chorde du tympan modifie profondément l'aspect de la glande : à la place des cellules muqueuses entourées des croissants de Gianuzzi, on ne trouve plus dans les alvéoles que des cellules jeunes, ayant tous les caractères des cellules des croissants. De plus, dans ces glandes, les divisions cellulaires seraient plus nombreuses. De tous ces faits, Heidenhain tira la conclusion : « Die Schleimzellen der Acini werden zerstört. Die Randzellen sind die Keimstätten für die nachwachsenden Schleimzellengeneration. Die Drüse sind verjüngt (2) ».

Pflüger et ses élèves ont défendu une autre théorie. Pour Pflüger (3) les cellules glandulaires sont de véritables cellules sécrétantes : elles sécrètent sans se détruire. La cellule forme en elle-même les produits de la sécrétion et elle peut s'en débarrasser à des moments déterminés, pour redevenir ce qu'elle était primitivement et recommencer à élaborer dans son protoplasme des produits nouveaux. Cette théorie est acceptée actuellement par le plus grand nombre des auteurs :

Ranvier(4), Ewald(5), V. Ebner(6), Nussbaum(7), Hebold(8), Stöhr(9),

(1) Heidenhain : Loc. cit., p. 11.

(2) Ibid., p. 61.

(3) Pflüger : *Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen.* Bonn, 1866, p. 41-45 (cité d'après Nussbaum et Hebold).

(4) Ranvier : *Note sur la structure des glandes acineuses.* In Spielmann's Uebersetzung von Frey's Histologie, Paris, 1870, p. 437. — *Le mécanisme de la sécrétion*; Journal de micrographie, t. XI et XII, 1887 et 1888.

(5) Ewald : *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen des Hundes*; Inaug. Diss., Berlin, 1870.

(6) V. Ebner : *Drüsen der Zungen*, Graz, 1873.

(7) Nussbaum : *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen.* I Mittheilung. *Die Fermentbildung in den Drüsen* : Archiv f. mikr. Anat., Bd. 13, 1877, p. 721-755.

(8) Hebold : *Ein Beitrag zur Lehre von der Sekretion und Regeneration der Schleimdrüsen*; Inaug. Diss., Bonn, 1889.

(9) Stöhr : *Ueber das Epithel des menschlichen Magens*; Wurzb. Verhandlungen, Bd. 15, 1881, p. 101-120.

Biedermann (1), Paneth (2) et bien d'autres admettent que la cellule glandulaire est une véritable cellule sécrétante. Elle forme dans son sein, par transformation chimique de certaines parties de son protoplasme, les produits à sécréter. Elle abandonne ces produits à des moments déterminés, soit dans la cavité glandulaire si c'est une glande pluricellulaire, soit directement à l'extérieur si tout l'organe est une cellule unique. Le noyau de la cellule persiste entouré d'une partie de protoplasme non différentié. La cellule se reforme et peut recommencer à parcourir encore plusieurs fois le même cycle. Il en résulte, suivant l'expression si juste de Nussbaum, « dass die Sekrete kein Caput mortuum, sondern die Producte der chemischen Thätigkeit lebender Zellen sind (3) ».

Mais la cellule glandulaire est-elle un élément définitif et permanent? ne se détruit-elle jamais? Cette question n'est pas encore définitivement tranchée. On admet généralement que la cellule glandulaire peut se détruire, et qu'elle se détruit en réalité. Cependant cette destruction n'est pas nécessairement liée à la sécrétion, et elle ne se produit pas à la fois pour toutes les cellules sécrétantes. La cellule glandulaire devient donc un élément passager, mais sa vie n'est pas d'aussi courte durée qu'Heidenhain le pense. Une fois détruite, elle est remplacée par une nouvelle cellule. Ce sont les cellules de bordure (Randzellen) qui remplacent les cellules glandulaires détruites. Dans les glandes dépourvues de croissants de Gianuzzi, on ignore encore d'où viennent les cellules de remplacement; on suppose qu'elles proviennent des cellules glandulaires elles-mêmes par division.

Lavdowsky (4), en 1877, a modifié dans le même sens la théorie de son maître. Tandis que pour Heidenhain la mucine se forme « durch schleimige Metamorphose des Protoplasma und Zerstörung der Zelle », Lavdowsky n'admet plus qu'une destruction partielle des cellules glandulaires avec la possibilité, pour la cellule partiellement détruite, de se reconstituer et de sécréter de nouveau. Il admet aussi que la cellule glandulaire est *active* dans le phénomène de la sécrétion; que les produits à sécréter sont des transformations chimiques de certaines parties de son protoplasme; mais qu'à un

(1) Biedermann : *Ueber morphologische Veränderungen der Zungendrüsen des Frosches bei Reizung der Drüsennerven*; Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 86, III Abth., p. 67-89, 1883.

(2) Paneth : *Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarm-Epithels;* Archiv f. mikr. Anat., Bd. 31, Heft 2, p. 113-191, 1888.

(3) Nussbaum : loc. cit., p. 732.

(4) Lavdowsky : *Zur feineren Anatomie und Physiologie d. Speicheldrüsen, insbeyondere der Orbitaldrüse*; Arch. f. mikr. Anat, Bd. 13, 1877, p. 281-364.

moment donné chaque cellule finit quand même par se détruire. Les cellules glandulaires sont donc, en dernière analyse, des éléments transitoires : « Es liegt klar zu Tage das die einmal ausgebildeten Schleimzellen nach einer gewissen Dauer ihrer Action in der That « transitorisch » werden und in diesem Sinne darf man HEIDENHAIN's Ansicht über sie annehmen (1) ».

Les cellules glandulaires sont donc des cellules sécrétantes (2).

Comment se fait la sécrétion des produits élaborés? Comment la cellule glandulaire parvient-elle à se débarrasser des matériaux qu'elle a accumulés? Pour les glandes muqueuses pluricellulaires, comme la sous-maxillaire du chien, la question est difficile à résoudre. En comparant ces cellules avant et après la sécrétion, on constate des différences dans l'état du protoplasme et l'aspect du noyau; la cellule est devenue plus petite, le noyau est plus sphérique, le protoplasme est plus granuleux et moins riche en substance claire interposée entre les granules dans la glande au repos. De tous ces faits il résulte que les cellules glandulaires ont abandonné au liquide sécrété une partie de leur substance, mais on ignore absolument comment se fait cette sécrétion, ou mieux cette excrétion.

Pour les glandes muqueuses unicellulaires, telles que les cellules caliciformes de tout le tractus intestinal, nos connaissances ne sont pas plus complètes. : PANETH, le dernier auteur qui ait étudié la sécrétion dans les cellules mucipares, émet deux hypothèses sur le mécanisme d'après lequel ces cellules se vident : » Wir können uns vorstellen, dit-il (3), dass der Inhalt der Theka welche gegen das Lumen hin völlig offen ist, welche weder Zellmembran noch Bourrelet besitzt, bei solchen Zerrungen und Pressungen des Epithels (par suite des mouvements des villosités) mechanisch entleert wird. Wir können auch annehmen, dass während der Verdauung eine stärkere seröse Durchfeuchtung der Darmschleimhaut eintritt, dass der Inhalt der Theca erweicht wird, zum Theil von selbst vorquilt, zum Theil hinausgedrückt wird. Jede dieser Hypothesen erklärt dass man in dem leeren Darm mehr gefüllte Becherzellen findet, als in dem verdauenden «.

---

(1) LAVDOWSKY : loc. cit., p. 341.

(2) Il va sans dire que nous ne parlerons dans tout notre travail que des cellules glandulaires qui sont *actives* dans l'acte de la sécrétion, et qui rentrent par conséquent dans le groupe des glandes *mérocrines* de RANVIER. Dans les glandes *olocrines*, c'est-à-dire les glandes dont les cellules sont *passives* dans l'acte de la sécrétion, et dans lesquelles le produit de sécrétion est fourni par les cellules elles-mêmes plus ou moins transformées, le mécanisme de la sécrétion est simple et parfaitement connu. (RANVIER : *Le mécanisme de la sécrétion*; Journal de micrographie. t. 11 et 12, 1887 et 1888.)

(3) PANETH : *Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels*; Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 31, Heft 2, 1888, p. 135.

List (1) explique la sécrétion des cellules mucipares comme un phénomène de gonflement de la substance à sécréter. F. E. Schulze (2), qui a étudié d'une façon spéciale les cellules mucipares chez les poissons et les amphibies, a pu suivre la sécrétion directement sur le vivant.

Pour lui, la thèque s'ouvre lentement par déhiscence et ne crève pas. Par cet orifice sort doucement une boule de substance légèrement granuleuse qui devient de plus en plus volumineuse, s'effile à sa base et se sépare par étranglement de la cellule qui l'a produite.

Biedermann émet un autre avis pour les cellules glandulaires de la langue et de la membrane clignotante chez la grenouille. Il lui a toujours semblé, dit-il, « als seien die durch die Reizung bewirkten Formveränderungen der Zellen lediglich *passive*, bedingt durch die Zusammenziehung der ganzen Drüse und die daraus resultirende Verkleinerung des Innenraums (3). » Dans toutes les cellules glandulaires qu'il a étudiées, — cellules glandulaires de la membrane clignotante et de la langue, cellules caliciformes de l'intestin grêle et certaines formes cellulaires de l'épithélium des papilles linguales, — il a toujours constaté les mêmes modifications : « Immer sieht man zunächst dunkle Körnchen im Zellprotoplasma auftreten, welche sich vorzugsweise im vorderen Abschnitt der Zellen anhäufen und hierauf allmählig unter Wasseranziehung und Quellung in eine homogene durchsichtige Substanz (Mucin) umwandeln, die in der Regel zuerst in Form heller, vacuolenähnlicher Tropfen auftritt, welche entweder zusammenfliessen oder einzeln ausgeschieden werden. Bei sehr beschleunigter Secretion (sous l'action de la pilocarpine ou par l'excitation du nerf) kommt es dann oft zu so rascher Quellung, dass nahezu der gesammte Inhalt der Zellen rasch austritt, wodurch jene mehr oder weniger deformirt werden, unter Umständen wohl auch zu Grunde gehen dürften (4). »

Merk (5), en étudiant la sécrétion du mucus sur le vivant, dans les cel-

(1) List : *Untersuchungen über das Cloakenepithel der Plagiostomen*; Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch , Wien, Bd. 92, III Abth., 1885. — Voir aussi : *Ueber Becherzellen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886, p. 549-560.

(2) F. E. Schulze : *Epithel- und Drüsenzellen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3, 1867, p. 137-203.

(3) Biedermann : *Zur Histologie und Physiologie der Schleimsecretion*; Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, III Abth., Bd 93, 1886, p. 255.

(4) Biedermann : Ibid., p. 270.

(5) Merk : *Ueber die Schleimabsonderung an der Oberhaut der Forellenembryonen*; Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss , Wien, III Abth., Bd. 93, 1886, p. 105.

lules mucipares de l'épiderme des embryons de truite, a observé le même phénomène que celui signalé par F. E. Schulze : la sécrétion par *Pfropfbildung* comme il l'appelle. Mais pour lui, la formation du *Pfropf* n'est qu'une phase préparatoire à la sécrétion; celle-ci ne se fait réellement qu'au moment où ce *Pfropf*, libre ou adhérant à la cellule qui l'a produit, éclate et que les granulations qui le constituent s'éparpillent. Merk appelle ce phénomène « *Körnchenplatzen* ». D'ailleurs cette *Pfropfbildung* n'est pas un phénomène nécessaire à la sécrétion; des cellules sans *Pfropf* peuvent sécréter très activement, tandis que des cellules voisines qui en sont pourvues, peuvent mourir sans avoir sécrété. Le plus souvent même il y a sécrétion » ohne Pfropfbildung «. Et alors, dit il, « es werden Körnchen aus dem Innern der Becherzelle heraus geschlindert, die rasch verschwinden(1). » Nous verrons plus tard la théorie émise par Ranvier.

Nous croyons que pour étudier les modifications qui se passent dans une cellule glandulaire pendant la sécrétion, on a tort de s'adresser à des organes aussi complexes que les glandes salivaires, ou à des éléments aussi petits et en quelque sorte cachés au milieu des cellules voisines que le sont les cellules mucipares ou caliciformes. Ici, comme dans toutes les questions scientifiques, nous devons aller du simple au composé, et nous devons tâcher de trouver chez les animaux inférieurs un organe où les cellules sécrétantes sont assez volumineuses, pour qu'on puisse y poursuivre sans peine les modifications les plus intéressantes, et en même temps suffisamment accessibles et dépourvues des éléments étrangers qui pourraient induire en erreur même l'observateur le plus consciencieux.

Nous croyons avoir trouvé un excellent objet d'étude dans les cellules sécrétantes qui forment le revêtement épithélial de l'intestin moyen de la larve d'un diptère némocère : la *Ptychoptera contaminata*. Ce revêtement épithélial est formé par une seule rangée de cellules grandes et volumineuses. A des endroits déterminés de l'intestin moyen ces cellules épithéliales sont de véritables cellules glandulaires. Elles déversent dans la cavité digestive des produits élaborés dans leur corps protoplasmique, et sur des coupes microtomiques longitudinales et transversales on peut poursuivre

(1) Nous tenons à faire remarquer que dans cette partie historique de notre travail, nous donnons au mot *sécrétion* la signification qu'y attachent les physiologistes : il signifie donc à la fois et la production des produits à sécréter dans la cellule glandulaire et l'expulsion de ces produits de la cellule dans la cavité glandulaire. Plus tard, lorsque nous décrirons nos observations personnelles, nous donnerons, à l'exemple de Ranvier, au mot *sécrétion* une signification plus restreinte.

avec la plus grande facilité, en comparant les cellules voisines, toutes les phases de la sécrétion. En outre, la paroi intestinale est excessivement mince, on peut la fendre aisément, l'étaler à plat et à frais sur une lame porte-objets et comparer ainsi avec des matériaux vivants les résulats obtenus sur des intestins fixés et colorés.

La paroi intestinale de la larve de la *Ptychoptera contaminata* est encore intéressante par la forme et la disposition des éléments de ses deux couches musculaires. Ainsi que nous l'avons montré au dernier congrès des anatomistes à Berlin (1), ces tuniques musculaires sont formées de cellules musculaires striées, ramifiées et anastomosées, dont la forme et la disposition changent aux différents endroits du tube intestinal. Les membres du congrès ont pu juger de cette disposition tout à fait particulière des éléments musculaires par les nombreuses préparations que nous avons eu l'honneur d'y démontrer.

Cette larve de diptère nous était connue depuis longtemps. Notre savant maître et collègue, M. le Professeur J. B. Carnoy, s'en sert, depuis plusieurs années déjà, à son cours de Biologie cellulaire, pour mettre sous les yeux des étudiants les grandes et belles cellules qu'on y trouve à un endroit déterminé de l'intestin moyen. Ces immenses cellules polygonales sont pourvues d'un noyau volumineux renfermant un boyau nucléinien strié analogue à celui découvert par Balbiani dans les glandes salivaires de la larve du *Chironomus plumosus*, et, retrouvé depuis lors, par J. B. Carnoy, dans une foule de noyaux empruntés au règne végétal aussi bien qu'au règne animal. Comme préparateur et assistant du cours de Biologie cellulaire, nous avons eu maintes fois l'occasion de faire des préparations de ces cellules remarquables. Ces cellules n'ont pas encore été décrites.

Enfin dans la valvule cardiaque ou mieux *valvule œsophagienne* de cette larve, nous avons trouvé une disposition tout à fait remarquable qui, à notre connaissance, n'a pas encore été signalée dans l'appareil digestif des arthropodes, malgré les nombreux travaux qui ont été publiés sur ce sujet. Cette valvule n'étant, dans certains insectes, qu'un repli de la paroi de l'intestin moyen, est formée de trois couches qui sont partout en contact intime : une couche épithéliale interne œsophagienne, une couche épithéliale externe proventriculaire et une couche moyenne musculaire. Dans la

(1) A Van Gehuchten : *Cellules musculaires striées, ramifiées et anastomosées*; Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der dritten Versammlung in Berlin. 1889, p. 100—105.

larve de la *Ptychoptera contaminata* ces trois couches sont distantes l'une de l'autre et séparées par des cavités sanguines.

Une étude histologique et biologique complète de l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata* nous semble donc très utile et promet d'être fructueuse. Mais nos recherches ne sont pas encore terminées.

Il nous reste encore à étudier la disposition des éléments musculaires aux endroits les plus étroits du tube intestinal et la structure de quelques-unes des glandes annexes ainsi que des vaisseaux de MALPIGHI. Nous en ferons l'objet d'une seconde publication. Dans le présent mémoire, nous nous proposons simplement de faire l'étude des éléments de la couche épithéliale sur toute la longueur de l'intestin, principalement au niveau de l'intestin moyen : là, en effet, nous trouverons à côté des cellules volumineuses, dont nous avons parlé plus haut, des cellules spéciales dans lesquelles on peut suivre avec la plus grande facilité tous les phénomènes de la sécrétion.

Méthodes.

Nous ne nous étendrons pas longuement sur les méthodes suivies. Le tube intestinal a été enlevé à l'animal vivant, fixé par le sublimé corrosif en solution saturée, l'alcool acétique d'après la formule de CARNOY (1) ou la solution au sublimé de GILSON. Nous l'avons coloré par l'hématoxyline de DELAFIELD en solution diluée ou par le carmin aluné de GRENACHER. La couche épithéliale a été examinée sur des coupes microtomiques transversales et longitudinales. Nous l'avons aussi étudiée par comparaison sur la paroi intestinale intacte, coupée suivant sa longueur et étalée sur un porte-objets.

HISTOLOGIE DE L'APPAREIL DIGESTIF.

Disons d'abord un mot de la structure macroscopique de l'appareil digestif.

L'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata* a une organisation fort simple, FIG. 1. Comme le tube intestinal de tout insecte, on peut le diviser en trois parties : l'intestin antérieur, *ia*, l'intestin moyen, *im*, et l'intestin terminal, *it*.

L'intestin antérieur ou préintestin ne comprend que l'œsophage. C'est une partie très étroite qui atteint, en moyenne, une longueur de 10 à 15 mm.

(1) A. VAN GEHUCHTEN : *L'alcool acétique comme fixateur des œufs d'Ascaris megalocephala;* Anat. Anz, Jarhg. III, 1888, 237–240.

Il est séparé de l'intestin moyen par un sillon circulaire. Comme le montrent les coupes microtomiques longitudinales, FIG. 5, ce sillon correspond à une invagination de l'œsophage dans la première partie de l'intestin moyen. Deux petites glandes salivaires, *gs*, qui viennent s'ouvrir à l'extrémité antérieure de l'œsophage, forment les annexes de cette première partie du tube intestinal.

L'intestin moyen ou *médiintestin*, d'après l'expression proposée tout récemment par BALBIANI (1), est beaucoup plus développé. Il comprend deux parties : le proventricule, *pr*, et l'intestin moyen proprement dit ou ventricule chylifique. Ces deux parties sont séparées l'une de l'autre par un sillon circulaire qui correspond également à une invagination de la paroi du tube formant dans l'intestin moyen une petite valvule circulaire, FIG. 5. Le proventricule est très petit; il est traversé dans toute sa longueur par la partie invaginée de l'œsophage, FIG. 2 et 5.

L'intestin moyen proprement dit est la partie la plus large du tube intestinal. Il est fusiforme; dilaté à sa partie moyenne, il se rétrécit vers les deux extrémités. A quelque distance de son extrémité proximale, il est entouré d'une couronne de huit petites glandes tubuleuses, FIG. 1, *gt*. A son extrémité distale, il se rétrécit insensiblement pour se continuer avec la première partie de l'intestin terminal. Les conduits excréteurs de deux glandes volumineuses annexes, *ga*, et quatre vaisseaux de MALPIGHI, *vm*, établissent la séparation entre ces deux parties du tube intestinal.

L'intestin terminal présente une partie courte et étroite : l'*intestin grêle*, *ig*; une partie plus longue et plus épaisse : le *gros intestin*, *gi*; enfin une partie rétrécie qui va s'ouvrir à la base de la queue et qui forme le rectum, *r*.

Le tube intestinal, ainsi constitué, ne traverse pas en ligne droite la cavité du corps de la larve : il s'infléchit deux fois sur lui-même au niveau de l'intestin terminal, FIG. 1. A cet endroit aussi il est uni à la paroi du corps par une languette de tissu graisseux. Partout ailleurs il est libre et n'est uni que par des trachées très fines aux deux grosses trachées antéro-postérieures qui le longent.

La paroi intestinale est formée principalement de deux couches : une couche interne *épithéliale* et une couche externe *musculaire*. Entre ces deux

(1) BALBIANI : *Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops*; Archives de zoologie expérimentale, IIe série, tome VIII, Année 1890, n° 1, p. 3.

couches on trouve encore une mince lamelle conjonctive que l'on pourrait considérer à la rigueur comme une troisième couche, et qui forme la *tunique propre* des auteurs.

I.

Intestin antérieur ou préintestin.

L'œsophage ou intestin antérieur forme, avec l'intestin grêle et le rectum, la partie la plus étroite du tube digestif. Sur des coupes microtomiques transversales le revêtement épithélial, avec la mince lamelle conjonctive qui lui sert de soutien, est plissé sur lui-même et entouré par une couche unique de fibres musculaires striées circulaires, FIG. **3**. Les replis de l'épithélium, longitudinaux et à section transversale triangulaire, sont variables pour le nombre et pour la forme. La lame conjonctive, ou *tunique propre*, sur laquelle reposent les cellules épithéliales, entre aussi dans la constitution des replis. Sur des pièces fixées par le sublimé corrosif en solution aqueuse saturée à froid ou par la liqueur mercurique de GILSON, et traitées par le carmin aluné, cette couche conjonctive se colore en rouge vif, contrairement à ce que FRENZEL(1) et WERTHEIMER(2) ont observé chez les insectes qu'ils ont étudiés, et contrairement aussi à ce qui existe chez certains myriapodes : d'après les observations récentes de BALBIANI (3), la tunique propre du tube digestif des *Cryptops* reste incolore après le traitement des coupes par les réactifs colorants.

L'épithélium est formé par une rangée unique de cellules, granuleuses à leur base, mais profondément différentiées du côté qui regarde la lumière du canal. L'existence de cellules épithéliales dans l'œsophage des insectes, niée pendant bien longtemps, est aujourd'hui unanimement reconnue. Nous renvoyons le lecteur, désireux de connaître la littérature sur se point en particulier, au beau et récent travail de BALBIANI sur le tube digestif des *Cryptops*. Nous avons représenté dans la FIG. **4**, deux replis du revêtement épithélial, dessinés à un grossissement assez considérable.

Comme cette figure le montre clairement, ces cellules épithéliales sont granuleuses dans leur partie basale. C'est dans cette partie protoplasmatique que se trouve le noyau. Du côté qui limite la cavité de l'œsophage,

(1) FRENZEL : *Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration*; Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, 1885, p. 241.

(2) WERTHEIMER : *Sur la structure du tube digestif de l'Oryctes nasicornis*; Comptes rendus de la Société de Biologie, 30 juillet 1887, p. 531.

(3) BALBIANI : Loc cit., p. 20.

ces cellules épithéliales présentent une partie homogène et brillante : il existe là une cuticule interne très épaisse qui semble avoir pour double but, et de protéger la paroi œsophagienne contre les lésions pouvant venir des matières alimentaires, et de servir peut-être comme appareil masticateur sous la dépendance de la forte couche musculaire. Cette cuticule ne présente pas de trace de structure dans sa partie externe la plus éloignée du protoplasme granuleux. Elle ne se colore ni par l'hématoxyline, ni par le carmin aluné. Dans les pièces fixées par l'acide picrique elle conserve une belle coloration jaune. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la partie granuleuse, la cuticule devient de plus en plus sensible aux réactifs colorants et montre une structure très finement striée. La cuticule interne des cellules épithéliales du préintestin présente donc deux couches en apparence très différentes, mais qui ne sont pas nettement limitées; au contraire, elles se continuent insensiblement l'une dans l'autre. Ces particularités doivent être attribuées, sans aucun doute, au degré de différentiation. La partie basale de la cuticule, celle qui touche directement le protoplasme granuleux, étant de formation plus récente que la partie externe, n'est pas encore si profondément modifiée et se ressent encore plus ou moins de son origine protoplasmique. Nous admettons en effet, avec Carnoy (1), que les cuticules et les membranes cellulaires, quelqu'épaisses qu'elles soient, ne sont pas des produits de sécrétion des cellules sous-jacentes, mais proviennent de la différentiation à la fois physique et chimique du protoplasme de ces cellules.

Balbiani a exprimé le même avis pour la cuticule des cellules épithéliales de l'œsophage des *Cryptops* (2).

Mais cette cuticule ne se présente pas toujours avec les caractères que nous venons de décrire. Il arrive assez souvent qu'elle reste incolore dans toute son épaisseur. Examinée alors avec un bon objectif, cette cuticule ne forme pas une membrane anhiste, mais se montre traversée dans toute son épaisseur par des trabécules assez épaisses, en nombre variable, partant du bord libre pour se terminer dans la paroi protoplasmatique, fig. **14.**

Ces cellules épithéliales présentent la même disposition et les mêmes caractères sur toute la longueur de l'œsophage. Sur des coupes transversales les limites cellulaires sont difficiles à voir, à cause, sans doute, du peu d'épaisseur de la couche protoplasmatique. Ces limites cellulaires se voient assez bien sur des coupes longitudinales, fig. **8.**

(1) J. B. Carnoy : *La Biologie cellulaire*; 1884, fasc. 1, p. 198 et suiv., passim.

(2) Balbiani : Loc. cit., p. 24.

II.

Intestin moyen ou médiintestin.

Arrivée au niveau de l'intestin moyen, la paroi de l'œsophage ne se continue pas directement avec la paroi du proventricule, mais l'œsophage s'enfonce profondément dans ce dernier, le traverse dans toute sa longueur et vient s'ouvrir plus ou moins loin dans la partie supérieure de l'intestin moyen proprement dit. L'endroit où l'œsophage s'engage ainsi dans le proventricule est indiqué à l'extérieur du tube par un sillon circulaire. Si on examine à la loupe un intestin disséqué et suspendu dans de l'eau légèrement alcoolisée, on voit nettement, par transparence, la partie inférieure de l'œsophage traverser le proventricule, ainsi que nous le montre la FIG. **2**. Cette disposition est surtout évidente sur des coupes microtomiques longitudinales. Notre FIG. **5** représente une de ces coupes à un faible grossissement. Les matières alimentaires amenées par l'œsophage sont donc déversées directement dans le ventricule chylifique, sans venir en rapport avec la paroi propre du proventricule.

Cette disposition particulière de l'œsophage par rapport à l'intestin moyen semble d'ailleurs exister dans le tube digestif de la plupart des arthropodes. WEISMANN (1) et KOWALEVSKY (2) l'ont décrite chez les larves des muscides, BEAUREGARD (3) l'a signalée dans l'appareil digestif des insectes vésicants et propose de lui donner le nom de *valvule cardiaque*. SCHNEIDER (4) donne à la valvule cardiaque le nom de *Rüssel* (trompe). Il en signale l'existence chez les *Chironomus*, *Corethra* et les hyménoptères (fourmis et guêpes). Il pense avoir été le premier à la décrire. MINGAZZINI (5) la retrouve chez les larves des lamellicornes phytophages. Tout récemment encore BALBIANI (6) l'a décrite chez certains myriapodes sous le nom de *valvule œsophagienne*. Elle a été étudiée encore par d'autres auteurs chez

(1) WEISMANN : *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864, pp. 196 à 198.

(2) KOWALEVSKY : *Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwickelung der Musciden*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887, p. 558.

(3) BEAUREGARD : *Recherches sur les insectes vésicants*; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1886, p. 246-264.

(4) SCHNEIDER : *Ueber den Darmkanal der Arthropoden*; Zoologische Beiträge de ANT. SCHNEIDER, Bd. II, Heft 1, 1887, p. 82-95.

(5) P. MINGAZZINI : *Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi*; Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. IX, Heft 1, 1889. Abdruck p. 17 et 18.

(6) BALBIANI : Loc. cit., p. 26-30.

un certain nombre d'insectes. Nulle part cependant elle semble exister aussi longue et aussi complexe que dans la larve que nous étudions. Les différents auteurs qui ont parlé de cette valvule la considèrent, le plus souvent, comme une simple invagination de la paroi de l'œsophage. Il n'en est pas de même dans la larve de la *Ptychoptera contaminata*. Sa structure diffère considérablement de celle décrite chez les autres insectes étudiés jusqu'à présent. A première vue elle semble présenter beaucoup d'analogie avec les descriptions données par Weismann et Kowalevsky de la valvule œsophagienne des larves des muscides. Mais ce n'est là qu'une apparence : entre la structure de la valvule œsophagienne des larves des muscides et de celle de la *Ptychoptera contaminata* il n'y a pas de comparaison possible. Nous serons donc obligé de nous y arrêter assez longtemps.

La description de cette portion invaginée de l'œsophage est assez difficile. Pour bien nous faire comprendre nous avons cru utile de donner, dans nos planches, une figure de tout le proventricule, fig. **5**, prise à un grossissement assez faible, et ne représentant que les contours des éléments cellulaires. Dans des figures spéciales, nous avons alors reproduit à un grossissement convenable les différentes parties de la valvule œsophagienne. De cette façon, si notre description devait laisser quelques points obscurs, nous prierions le lecteur de bien vouloir y suppléer par l'examen des figures qui accompagnent ce travail.

A l'endroit où l'œsophage s'enfonce dans le proventricule, sa couche musculaire interne, formée partout d'une seule rangée de cellules musculaires, s'épaissit considérablement de façon à produire à ce niveau un anneau musculaire très épais, un véritable sphincter. Sur des coupes longitudinales du proventricule, fig. **6**, les fibres les plus externes et les plus internes de cet anneau sont coupées transversalement; les plus externes se continuent avec la couche musculaire circulaire du proventricule, les plus internes appartiennent à la tunique musculaire de l'œsophage. Les fibres musculaires qui occupent le centre de l'anneau sont coupées obliquement. Elles s'insèrent au dehors sur une lame conjonctive, continuation épaissie de la lame conjonctive ou tunique propre du proventricule. Quelques-unes de ces fibres s'infléchissent en bas et vont devenir fibres longitudinales sur une étendue plus ou moins grande de l'œsophage. Tous ces détails sont nettement visibles sur les fig. **6** et **32**.

Dans la partie de l'œsophage située en-dessous de cet anneau musculaire, c'est-à-dire dans la paroi de la valvule œsophagienne, on peut distinguer

facilement trois couches : la couche interne, celle qui regarde la lumière de l'œsophage, n'est que la continuation directe du revêtement épithélial que nous avons décrit dans la partie libre de l'intestin antérieur, FIG. **3**, **4** et **14**. Les FIG. **8**, **9** et **10** rendent assez bien l'aspect de ces cellules sur des coupes longitudinales.

La couche moyenne est formée de cellules musculaires striées circulaires, continuation directe de la tunique musculaire de l'œsophage, FIG. **5**, **6**, **8**, **9** et **10**.

La troisième couche, externe par rapport à la partie invaginée de l'œsophage, mais interne par rapport au proventricule, est la plus remarquable. On la trouve tantôt appliquée contre les cellules épithéliales qui tapissent la paroi propre du proventricule, tantôt séparée de cette paroi par un espace circulaire : la cavité proventriculaire qui peut communiquer alors directement, comme nous le dirons plus loin, avec la cavité de l'intestin moyen proprement dit.

Examinée à un grossissement ordinaire (ZEISS, DD, 4), cette troisième couche semble formée d'éléments cellulaires excessivement volumineux, à contenu tout à fait caractéristique : tantôt homogène dans toute son étendue, tantôt grossièrement granuleux. Ces éléments semblent limités au dehors par une membrane excessivement épaisse, à la surface interne de laquelle on voit de temps en temps un noyau faire saillie. Cette couche semble exister avec les mêmes caractères chez les larves des muscides. WEISMANN et KOWALEVSKY la considèrent comme formée de cellules cartilagineuses. Voici comment s'exprime WEISMANN : « Die mittlere Lage ist die eigen-« thümlichste. Sie besteht aus grossen mit ihrer Längsaxe senkrecht auf « die Fläche gestellten Zellen, mit völlig pelluciden, bläschenförmigen « Kern und einem eigenthümlich weisslichen Inhalt, der homogen scheint « und nur bei stärker Vergrösserung eine sehr feine Granülirung erkennen « lässt. Von der Fläche gesehen sind auch diese Zellen regelmässig poly-« gonal, jedoch etwas in die Länge gestreckt. Sie selbst wie auch ihre Kerne « zeichnen sich durch eine sehr dicke und deutliche Membran aus » (1).

KOWALEVSKY est du même avis. « Das innere Faltenblatt, dit-il (2), wird « von sehr grossen, sehr schwach sich färbenden Zellen gebildet. Diese « Schicht, ajoute-t-il avec WEISMANN, welche man versucht sein könnte als « Knorpelgewebe der Insekten zu bezeichnen, besteht auch während der

(1) WEISMANN : Loc. cit., p. 196.
(2) KOWALEVSKY : Loc. cit., p. 559.

« Larvenzeit aus einer Lage grosse Zellen. » Et plus loin, cherchant à expliquer la fonction de ces cellules particulières, il dit : « In das Lumen « (du proventricule) tritt Nahrung nicht hinein, und dieser ganze Apparat « scheint nur dazu bestimmt zu sein, um das Eindringen von grösseren « Stückchen Nahrung in den Mitteldarm zu verhindern. Die knorpelig « festen Zellen des inneren Faltenblattes verkleineren durch ihren Druck « das Lumen des von ihnen umschlossenen Œsophagusrohres zu einem « ganz feinen, kapillaren Röhrchen, durch welches nur völlig zerriebene « und fast verflüssigte Nahrung durchtreten kann. »

D'après les observations concordantes de Weismann et de Kowalevsky, la troisième couche de la paroi invaginée de l'œsophage est donc formée, chez les larves des muscides, d'une rangée de cellules spéciales présentant beaucoup de ressemblance avec des cellules cartilagineuses. Nous venons de dire que, chez la larve de la *Ptychoptera contaminata*, cette partie du tube intestinal, examinée à un faible grossissement, présente certaines analogies avec la partie correspondante de l'appareil digestif des muscides. Mais quand on étudie cette couche de près et qu'on l'examine avec un bon objectif, tel que l'excellent apochromatique de Zeiss, on se convainc aisément que dans notre larve la structure est tout autre. Ce que l'on serait tenté de considérer au faible grossissement comme des cellules cartilagineuses sont des cavités sanguines. La membrane épaisse garnie de noyaux qui, au premier aspect, pourrait être prise facilement pour la cuticule de ces cellules spéciales, est formée elle-même de cellules très aplaties, cellules épithéliales d'une forme spéciale, se continuant d'un côté avec le revêtement épithélial de l'œsophage et de l'autre avec les cellules épithéliales de la paroi propre du proventricule. Enfin les membranes radiales qui, sur des coupes longitudinales et transversales, séparent les cavités les unes des autres ne sont pas des membranes cellulaires, mais des cloisons d'une nature particulière et d'une disposition tout à fait spéciale, allant de la face profonde des cellules épithéliales jusqu'à la couche musculaire. Ce ne sont pas des cloisons pleines, séparant complétement les diverses cavités sanguines, mais des cloisons incomplètes permettant au liquide sanguin d'envahir à la fois toutes les cavités. Nous allons prouver rapidement chacune de ces thèses.

Quand on examine, à un faible grossissement, des coupes longitudinales ou transversales de la partie inférieure de l'œsophage invaginé chez la larve de la *Ptychoptera contaminata*, il semble que la couche musculaire

de l'œsophage est entourée d'une rangée de cellules particulières et volumineuses, au contenu desquelles s'applique assez bien la description de Weismann : elles ont « einen eigenthümlich weisslichen Inhalt der homogen scheint und nur bei stärker Vergrösserung eine sehr feine Granülirung erkennen lässt ». Mais ce contenu homogène ou granuleux n'est pas du protoplasme. Ce qui le prouve en toute évidence c'est que, en étudiant le contenu de ces cavités avec un bon objectif à immersion homogène, il est de la plus grande facilité d'y trouver *des globules sanguins en nombre considérable.* Ces globules ont des caractères très nets et très évidents. Ils ressemblent, pour ainsi dire, à des cellules graisseuses en miniature : une grosse vacuole sphérique, claire et transparente, occupe presque tout le globule, et a refoulé le noyau contre la membrane périphérique où il produit une légère saillie. A défaut de tout autre caractère, la présence seule de ces globules sanguins serait suffisante pour démontrer que les cavités en question ne peuvent être des cavités cellulaires, mais des *cavités sanguines.* Le contenu granuleux n'est donc pas du protoplasme, mais tout simplement du plasma sanguin coagulé. Ce plasma coagulé a d'ailleurs des caractères tellement particuliers que, même en l'absence des globules sanguins, on ne pourrait le considérer comme du protoplasme ordinaire. En effet, cette masse ne remplit pas toujours toute la cavité qu'elle occupe; on rencontre même assez souvent des cavités entièrement vides. Quand le plasma sanguin est peu abondant, la coagulation des matières protéiques s'est faite dans le voisinage des lamelles qui traversent ses cavités, et cette précipitation est alors tout à fait irrégulière. Si, au contraire, le plasma sanguin est abondant, la masse coagulée est compacte et homogène et se montre souvent fendillée en bloc.

L'absence constante de noyaux est d'ailleurs encore un fait qui parle hautement contre la nature cellulaire de ces cavités.

En parcourant la littérature, nous n'avons trouvé nulle part une indication de ce fait étrange : l'existence de cavités sanguines dans la valvule œsophagienne. C'est ce qui nous a engagé à étudier de plus près la disposition et la structure de ces cavités dans la larve qui nous occupe.

La membrane épaisse et garnie de noyaux qui limite ces cavités sanguines du côté de la cavité proventriculaire, n'est pas une membrane cellulaire, comme on pourrait le croire au premier abord, mais un véritable épithélium, continuation directe de l'épithélium de l'œsophage et qui va se poursuivre avec les cellules épithéliales de l'intestin moyen. Sur des coupes

microtomiques longitudinales ou transversales ces cellules sont excessivement aplaties et remplies d'un protoplasme granuleux.

Ces cellules épithéliales présentent des caractères différents aux diverses parties de l'œsophage invaginé. Il en est de même pour la forme et la disposition des cavités sanguines. Pour mettre un peu d'ordre dans notre description et pour bien nous faire comprendre, disons d'abord que le proventricule présente vers son milieu un léger étranglement circulaire, très nettement visible à la loupe, FIG. **2**, et sur des coupes longitudinales de tout le proventricule, FIG. **5**. Le proventricule présente donc deux cavités superposées communiquant l'une avec l'autre au niveau de la partie étranglée. La cavité supérieure s'étend, en haut, jusqu'au niveau de l'anneau musculaire; la cavité inférieure est séparée de l'intestin moyen proprement dit ou ventricule chylifique par un repli circulaire de la paroi intestinale, véritable valvule que nous appellerons *valvule proventriculaire*.

Nous décrirons séparément la disposition des cavités sanguines et des cellules épithéliales qui les limitent dans les deux cavités du proventricule.

Comme ces cavités sanguines sont placées entre la tunique musculaire et le revêtement épithélial *externe* de la valvule œsophagienne, que, de plus, dans la partie inférieure de la valvule, des cavités sanguines existent encore entre la même couche musculaire et le revêtement épithélial *interne*, il sera bon, nous semble-t-il, pour éviter toute confusion, de définir exactement les termes que nous emploierons dans cette description. Nous appelons : *revêtement épithélial* ou *épithélium interne*, *œsophagien*, *cuticulaire*, la rangée de cellules épithéliales qui limitent la lumière même de l'œsophage. Les termes : *revêtement épithélial* ou *épithélium externe*, *proventriculaire*, désignent les cellules épithéliales qui limitent les cavités sanguines, et dont la face libre est tournée vers la paroi propre du proventricule.

Sur toute la partie de l'œsophage qui traverse la cavité inférieure du proventricule, les cellules épithéliales qui limitent les cavités sont grandes et renferment un noyau volumineux. Ces cellules sont excessivement plates. Mesurées sur des coupes microtomiques longitudinales ou transversales, elles atteignent à peine une épaisseur de 5 ou 6 μ. Mais à l'endroit où se trouve le noyau, la cellule se renfle; le noyau, légèrement aplati et entouré de tous côtés par une mince couche de protoplasme granuleux, fait saillie dans la cavité sanguine sous-jacente. Le protoplasme de ces cellules épithéliales ne présente rien de particulier. Le noyau est riche en nucléine.

Celle-ci se présente sous forme de cordons à contours très irréguliers qu'il est difficile de poursuivre dans toute leur étendue, FIG. **15**. Il est certain que dans un seul et même noyau il existe plusieurs tronçons chromatiques indépendants, sans que nous puissions cependant dire leur nombre exact. Nous avons déjà eu l'occasion de constater le même détail de structure dans les noyaux volumineux des deux glandes annexes de l'intestin de la même larve (1), FIG. **1**, *ga*. Les limites entre cellules voisines sont difficiles à voir; ces cellules sont tellement aplaties qu'il est presque impossible d'en avoir plusieurs ensemble de face sous le microscope. A mesure que l'on examine ces cellules épithéliales plus près de l'étranglement médian du proventricule, elles deviennent plus petites, la chose est alors plus aisée : témoins les FIG. **16** et **17** qui représentent deux lambeaux du revêtement épithélial avec des limites cellulaires nettement indiquées. Une membrane mince, mais nette et très évidente, limite ces cellules tant du côté du proventricule que du côté des cavités sanguines.

L'espace qui se trouve entre la couche musculaire de l'œsophage et le revêtement épithélial, dont nous venons de décrire les éléments constituants, est occupé par du plasma sanguin coagulé renfermant un nombre considérable de globules sanguins. Cette cavité n'est pas unique sur toute la longueur de l'œsophage invaginé. Dans la partie de l'œsophage qui traverse la cavité inférieure du proventricule, la cavité sanguine, interposée entre la couche musculaire et l'épithélium, est traversée par un grand nombre de lamelles qui descendent de la face interne du revêtement épithélial et qui vont se terminer sur les éléments de la tunique musculaire.

A première vue ces cloisons, en apparence homogènes, peuvent en imposer pour des membranes cellulaires, et sans un examen attentif de leur disposition et de leur nature ainsi que du contenu des cavités qu'elles limitent, on pourrait s'y laisser prendre. Elles sont quelquefois rectilignes, lorsque le revêtement épithélial de l'œsophage touche directement la paroi propre du proventricule, FIG. **18**, et alors les cavités qu'elles limitent ressemblent assez bien à des cellules d'une nature spéciale. Celui qui n'a pas *vu* les cellules décrites par WEISMANN et KOWALEVSKY dans le tube digestif des larves des muscides, pourrait facilement leur appliquer la description qu'en donnent ces auteurs. D'autres fois il existe une véritable cavité proventriculaire; les cavités sanguines, moins gorgées de liquide sanguin, sont revenues

(1) A. VAN GEHUCHTEN : *L'axe organique du noyau*; La Cellule, t V, fasc. 1, 1889, p. 177-186.

sur elles-mêmes; les lamelles séparatrices sont alors très ondulées et on pourrait les prendre, à ne considérer que les coupes, pour des fibres élastiques, FIG. **9**, **12** et **27**.

Une question importante à résoudre est celle de savoir si ces lamelles sont des membranes pleines limitant parfaitement les cavités sanguines, de façon à les empêcher de communiquer l'une avec l'autre, ou bien si ce sont simplement des membranes incomplètes, permettant au liquide sanguin de se rendre dans tout l'espace situé entre la couche musculaire et le revêtement épithélial proventriculaire.

Quand on examine attentivement ces lamelles, on voit facilement que chacune d'elles commence à la face interne de l'épithélium externe par une partie élargie, qui se rétrécit rapidement et qui, arrivée près de la tunique musculaire de l'œsophage, se divise en un certain nombre de filaments distincts et indépendants, allant s'insérer sur les éléments de la couche musculaire, FIG. **18** et **20**. Ce ne sont donc pas des membranes pleines; toutes les cavités sanguines communiquent.

De plus, en dehors de ces lamelles se divisant en fibrilles près de la tunique musculaire, on trouve encore dans ces cavités des fibrilles tout à fait indépendantes, unissant le revêtement épithélial externe aux fibres musculaires circulaires. Ces fibrilles existent en nombre considérable, FIG. **27**.

Mais de quelle nature sont ces lamelles et ces fibrilles?

Au commencement de nos recherches nous prenions les lamelles pour des membranes élastiques, se divisant près de la tunique musculaire en fibres élastiques indépendantes. Ce qui parlait en faveur de cette manière de voir, et ce qui nous la rendait admissible, c'était le fait suivant : lorsque les cavités sanguines sont gorgées de liquide au point d'occuper toute la cavité du proventricule, les lamelles et les fibrilles sont droites, étendues directement et régulièrement entre l'épithélium externe et la tunique musculaire. Au contraire, lorsque les cavités sanguines renferment moins de sang, ces lamelles sont plissées et ondulées, les cavités elles-mêmes rétrécies, et un espace libre apparaît entre l'œsophage et la paroi du proventricule : véritable cavité proventriculaire. En admettant pour ces membranes et ces fibrilles une nature élastique, comme les ondulations qu'elles présentent souvent nous permettaient de le supposer, les faits s'expliquaient aisément. Ces éléments, étirés passivement par suite du regorgement des cavités sanguines, devaient nécessairement, en vertu de leur élasticité, revenir sur elles-mêmes et rétrécir ces cavités du moment que la pression intérieure

baissait par suite d'une diminution dans la quantité du liquide sanguin. Et de fait, nous croyons qu'un grand nombre de ces lamelles et de ces fibrilles sont de nature élastique. Mais en étudiant ces cavités avec l'apochromatique de Zeiss, nous ne fûmes pas peu surpris de voir, en toute évidence, qu'un certain nombre de ces lamelles et de ces fibrilles étaient de nature *musculaire.*

La disposition et la structure de ces lamelles musculaires sont assez intéressantes pour nous y arrêter quelques instants.

Ces lamelles, avons-nous dit, commencent à la face interne du revêtement épithélial proventriculaire par une partie élargie, triangulaire sur des coupes transversales, d'une structure nettement fibrillaire. A ce niveau, ces lamelles sont de véritables cloisons, des membranes pleines. En effet, si l'on fait une série complète de coupes longitudinales à travers le proventricule, on obtient aisément des coupes passant par les cavités sanguines un peu en-dessous de l'épithélium externe. Les fig. **19** et **20** représentent deux de ces coupes; on y voit manifestement que les lamelles relativement épaisses sont des cloisons complètes dans la partie qui avoisine l'épithélium proventriculaire, *epr.*

En outre, ces lamelles présentent une structure nette et régulière. Chacune d'elles est formée de 3, 4 ou 5 fibrilles longues et parallèles, coupées à angle droit, à des distances très rapprochées, par des fibrilles perpendiculaires plus petites et plus nombreuses. Aux points de jonction de ces deux espèces de fibrilles existent des points d'épaississement. La partie des fibrilles comprise entre deux épaississements voisins est également épaisse sur toute sa longueur. Cette structure est absolument identique à celle que nous avons décrite pour les cellules musculaires striées des arthropodes et des vertébrés, après l'action des réactifs dissolvants, c'est-à-dire débarrassées de leur enchylème myosique. En effet, ce que nous avons ici sous les yeux est simplement le *réticulum plastinien* ou réseau musculaire qui, d'après nos recherches, existe dans toute fibre musculaire et en forme la seule partie organisée.

Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'épithélium externe, les lamelles s'amincissent. Aussi, sur les coupes longitudinales qui succèdent à la précédente, les cavités sanguines ne sont plus circonscrites que par une mince lamelle continue. Cette lamelle étroite présente la même structure que la partie épaisse. Vue de face, comme elle se présente assez fréquemment dans les coupes, et comme nous l'avons dessinée dans les fig. **21** à **24**, cette la-

lamelle est formée par une seule rangée de mailles carrées ou rectangulaires, circonscrites par des trabécules d'une épaisseur uniforme, mais garnies de nodosités aux points de jonction.

Lorsque les lamelles arrivent près de la couche musculaire, elles se divisent en un grand nombre de fibrilles indépendantes, qui divergent les unes des autres et qui vont s'insérer sur les éléments de la tunique. Sur des coupes longitudinales passant par les cavités sanguines un peu en dehors de la tunique musculaire, on voit que les cloisons complètes des FIG. **19**, **20** et **14** ont disparu ; à leur place on ne trouve plus que des fibrilles isolées dont la disposition, dans leur ensemble, rappelle encore assez bien la disposition primitive des lamelles. A ce niveau les cavités sanguines communiquent donc largement entre elles. En faisant jouer la vis micrométrique, il n'est pas difficile de constater que plusieurs de ces fibrilles, avant d'atteindre la tunique musculaire, se divisent encore en deux ou trois fibrilles plus grêles, FIG. **25**.

Ces fibrilles indépendantes qui traversent les cavités sanguines près de la tunique sont de véritables fibrilles musculaires, devenues libres par la disparition des trabécules transversales unissantes. C'est ce qu'on voit aisément sur un grand nombre de nos figures, notamment sur les FIG. **22** et **23**, où une seule lame musculaire, vue un peu obliquement, se divise en un certain nombre de fibrilles indépendantes. Celles-ci ne sont pas homogènes ; elles ont conservé les épaississements aux points où s'inséraient sur elles les trabécules transversales.

Les lames que nous venons de décrire, et qui unissent le revêtement épithélial externe à la couche musculaire en traversant les cavités sanguines, sont donc de véritables lames musculaires striées, et, chose curieuse et importante à la fois, ces lames musculaires ne sont formées que par un seul des deux éléments constitutifs de toute cellule musculaire striée, à savoir : le réseau musculaire ou réticulum plastinien.

Nous venons de dire que ces lames musculaires se divisent, près de la tunique contractile de l'œsophage, en fibrilles indépendantes. Les auteurs qui se sont occupés de la structure intime des cellules musculaires striées entendent généralement sous le nom de *fibrilles musculaires*, les fibrilles longitudinales que l'on obtient isolées en dissociant une fibre musculaire striée, fixée par un réactif durcissant ou coagulant. C'est ce que nous avons appelé *fibrille musculaire artificielle* dans les deux mémoires que nous avons publiés sur la structure intime des muscles. Cette expression n'a pas

la même valeur ici. Ainsi que nous l'avons montré ailleurs, une fibrille musculaire est formée, à la fois, et par une partie du réticulum musculaire et par une partie de l'enchylème myosique coagulé. Les deux éléments constitutifs d'une cellule musculaire entrent donc dans la constitution d'une fibrille musculaire. Ici, il n'en est pas de même. L'enchylème myosique fait absolument défaut dans les lames; elles sont formées exclusivement par le réticulum plastinien, et quand ces lames se divisent en fibrilles, celles-ci aussi sont exclusivement de nature plastinienne, et mériteraient d'être désignées à juste titre sous le nom de *fibrilles plastiniennes*.

Les lames et les fibrilles qui traversent les cavités sanguines sont donc ou de nature élastique ou de nature musculaire.

Ces lames et ces fibrilles musculaires et élastiques n'affectent pas, par rapport à l'œsophage, une disposition fixe et déterminée. Comme le montrent les coupes longitudinales, elles ont par rapport à l'œsophage les positions les plus variées, de telle sorte que sur les coupes transversales aussi bien que sur les coupes longitudinales on peut rencontrer des lames coupées suivant tous les sens : les unes se présentent de face, les autres de profil, le plus grand nombre dans toutes les positions obliques intermédiaires.

Il existe donc des lames et des fibrilles unissant directement l'épithélium proventriculaire à la tunique contractile. Si elles étaient seules on n'obtiendrait sur des coupes transversales et longitudinales qu'une rangée de cavités sanguines. Mais le plus souvent chacune de ces cavités est encore traversée par des lames et des fibrilles parallèles à l'œsophage, FIG. **24** et **25**. Ces lames et fibrilles se bifurquent en tous sens, s'accolent aux lames voisines, de telle façon que cette grande cavité sanguine est traversée par un immense réseau musculaire et élastique, dont les mailles sont occupées par le liquide sanguin, et dont les trabécules sont tantôt des lames musculaires, tantôt des lames élastiques, ici des fibrilles plastiniennes, là des fibrilles élastiques.

On peut se demander comment ces lames et ces fibrilles se comportent au niveau du revêtement épithélial externe, et à leurs points d'insertion à la couche musculaire?

Nous avons vu qu'immédiatement en dessous de l'épithélium proventriculaire ces lames épaisses et triangulaires présentent une structure nettement fibrillaire, FIG. **19**, **20**, **21**, **23**, **24** et **25**. Cela est vrai pour les lames musculaires comme pour les lames élastiques. Dans les premières, la struc-

ture musculaire n'apparaît qu'à une petite distance de l'épithélium. Quand une de ces lames se présente de face directement en dessous des cellules épithéliales, on la voit formée d'un nombre considérable de fibrilles fines et serrées, ainsi que le montrent les FIG. **20**, **21** et **25**. De profil, ces lames sont triangulaires, à base tournée vers l'épithélium, et cette partie triangulaire possède aussi une structure finement fibrillaire. Arrivées aux cellules épithéliales ces fibrilles vont en divergeant les unes des autres. Entrent-elles dans le corps même des cellules épithéliales pour s'y continuer avec le protoplasme granuleux? ou bien se terminent-elles simplement à la face interne de ces cellules? C'est là une question difficile à trancher d'une façon définitive, vu le peu d'épaisseur de ces cellules. Il nous a cependant toujours semblé que les fibrilles formaient corps commun avec le protoplasme des cellules épithéliales, ainsi que nous l'avons représenté dans les FIG. **27** et **28**. Les fibrilles isolées qui traversent les cavités sanguines semblent avoir avec les cellules épithéliales les mêmes rapports de continuité.

Du côté de la tunique musculaire de l'œsophage les rapports sont plus faciles à saisir. Ici, nous le savons, il n'existe que des fibrilles indépendantes. Ces fibrilles semblent se comporter de deux façons différentes. D'abord il est manifeste qu'un certain nombre de ces fibrilles, arrivées aux éléments constitutifs de la couche contractile de l'œsophage, se continuent *directement* avec les fibrilles des cellules musculaires striées circulaires. C'est ce que montre en toute évidence la FIG. **29**. Ici donc il y a continuité directe entre la couche musculaire de l'œsophage et les fibrilles qui traversent les cavités sanguines. D'autres fois, au contraire, et cette disposition nous paraît la plus fréquente, les fibrilles semblent simplement s'insérer sur les cellules musculaires, sans qu'on puisse affirmer catégoriquement si l'insertion se fait sur le sarcolemme, ou bien si les fibrilles traversent cette membrane pour se continuer directement avec le tissu musculaire. Nous sommes pourtant porté à admettre que la plupart de ces lames et de ces fibrilles se continuent directement avec les cellules musculaires et n'en forment, pour ainsi dire, que des branches collatérales ou des ramifications, et cela par simple analogie avec ce qui se voit ailleurs. Nous dirons, en effet, plus loin, que des cavités sanguines existent aussi entre la tunique musculaire et le revêtement épithélial interne dans la partie inférieure de la valvule œsophagienne. Ces cavités sont traversées aussi par des lames. Or, celles-ci sont nettement musculaires, et l'on peut voir clairement qu'elles ne constituent que des prolongements directs des éléments de la couche musculaire.

Les lames et les fibrilles, telles que nous venons de les décrire, existent sur la plus grande partie de l'œsophage qui occupe la cavité inférieure du proventricule. Mais au niveau où l'œsophage s'ouvre dans le ventricule chylifique, à l'endroit où l'épithélium proventriculaire se continue avec l'épithélium interne, la disposition du réseau musculaire et élastique des cavités sanguines est beaucoup plus compliquée. Ici, en effet, on ne trouve plus que des fibrilles. Celles-ci naissent en nombre considérable de la face interne de l'épithélium, traversent les cavités sanguines en se bifurquant et en s'anastomosant plusieurs fois entre elles, de façon à former un réseau serré et inextricable dont les mailles ne sont plus limitées par des lames ou des lamelles, mais par de simples fibrilles homogènes. Les FIG. **11** et **29** peuvent donner une faible idée de la richesse et de la complexité de ce treillis musculaire et élastique.

Lorsque nous pensions que toutes ces lames et toutes ces fibrilles étaient de nature élastique, nous étions convaincu qu'elles avaient un rôle à remplir dans le jeu des cavités sanguines. Maintenant que nous avons prouvé qu'un certain nombre de ces lamelles et de ces fibrilles sont de nature musculaire, la nécessité de leur intervention dans le mécanisme des cavités sanguines s'impose. Dans la nature, en effet, il n'existe rien d'inutile; tout organe a sa fonction, à moins que l'organe ne soit atrophié et que la fonction ne soit devenue impossible. Là où il y a une glande, il y a sécrétion, et là où l'on trouve un muscle, il doit nécessairement y avoir contraction. En se contractant ce réseau musculaire doit avoir pour résultat immédiat de rétrécir les cavités sanguines et de chasser le liquide sanguin. Ces contractions sont-elles rhythmiques, et ces cavités sanguines pourraient-elles être considérées comme un centre circulatoire? Ou bien les contractions du treillis musculaire dépendent-elles uniquement du jeu de la tunique musculaire de l'œsophage, avec laquelle ce treillis est en continuité manifeste? Nous l'ignorons complétement. Nous ne savons pas davantage où le liquide sanguin se rend, lorsqu'il est chassé de ces cavités par la contraction du réseau musculaire. Nous n'avons, en effet, jamais trouvé de communication entre ces cavités œsophagiennes et la cavité générale du corps. Des recherches ultérieures, principalement dirigées dans ce sens, parviendront peut-être à résoudre ces points obscurs. Ce que nous pouvons affirmer, et ce que nos recherches établissent, ce sont les points suivants :

1° Dans la valvule œsophagienne de l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, il existe une immense cavité sanguine étendue entre le revêtement épithélial proventriculaire et la tunique musculaire.

2° Cette cavité est traversée par un réseau musculaire et élastique, dont les mailles sont occupées par le liquide sanguin et dont les trabécules sont ou bien des lames musculaires, ou bien des lamelles élastiques, ou bien de simples fibrilles élastiques ou plastiniennes.

3° Enfin la structure de ces lames, de ces lamelles et de ces fibrilles musculaires est des plus remarquable. Elles sont formées exclusivement par un seul des deux éléments qui entrent dans la constitution de tout muscle : le *réticulum plastinien*; l'enchylème myosique y fait totalement défaut.

Cette troisième conclusion est pour nous de la plus haute importance. Elle prouve, en toute évidence, que nous avons été dans le vrai lorsque, en 1886, contrairement à toutes les idées reçues dans la science, nous avons affirmé que la partie véritablement contractile du muscle n'est pas sa partie biréfringente, celle-ci provenant exclusivement de sa richesse en myosine, mais bien la partie isotrope ou monoréfringente : le *réticulum plastinien*. En effet, nous trouvons ici des lames musculaires contractiles, entièrement dépourvues d'enchylème myosique, et formées exclusivement de trabécules plastiniennes. Nous n'avons donc qu'à répéter la conclusion finale de nos recherches sur le mécanisme de la contraction, publiées en 1886 : *Il ne peut y avoir de contractilité sans réticulum* (1). Nous ne pouvions désirer de confirmation plus belle et plus éclatante. Il va sans dire que, par l'expression de *réticulum*, il faut entendre aussi bien le réseau musculaire parfaitement développé, formé de trabécules longitudinales et transversales, que les diverses parties qui dépendent de ce réseau comme le sont les fibrilles plastiniennes formées par la disparition des trabécules transversales.

Nous sommes heureux de profiter de cette occasion pour revenir un instant sur nos travaux antérieurs, et pour relever certaines parties de nos publications qui sont sur le point d'être mal interprétées.

Les résultats de nos recherches sur la structure intime de la cellule musculaire striée, confirmés en majeure partie par Ramon y Cajal, ont été attaqués par deux histologistes de renom : Rollett et Kölliker. Nous ne voulons pas, pour le moment, rouvrir la discussion; nous ne pourrions que

(1) A. Van Gehuchten : *Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée*; La Cellule, t II, 2e fasc., p. 442, 1886.

répéter ce que nous avons dit antérieurement. Nous préférons attendre les résultats d'observations nouvelles. Nous tenons cependant à déclarer que nous maintenons pleine et entière la manière de voir que nous avons émise en 1886 et en 1888. Aussi longtemps que ROLLETT ne nous aura pas *montré, sur une seule et même préparation*, entre les fibrilles longitudinales d'un muscle fixé par un réactif coagulant ou durcissant, les trabécules de son sarcoplasme si nettement visibles après l'action du chlorure d'or, nous continuerons à croire que, *dans les muscles fixés*, les trabécules longitudinales du sarcoplasme de ROLLETT occupent le centre des fibrilles, et qu'une fibrille musculaire, dans le sens de ROLLETT, n'est pas un élément préexistant comme tel dans le muscle vivant, mais un élément artificiel, résultant de la coagulation des albuminoïdes du plasma musculaire autour des trabécules de notre réticulum plastinien.

KÖLLIKER, dans la nouvelle édition (1889) de son *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, en parlant de la contractilité s'exprime ainsi : « Da das Protoplasma allein Contraktilität besitzt, wie Actinosphaerium « und andere Protisten und die Zellen mit Zaftströmung unwiderleglich « dar thun und am Hyaloplasma noch nirgends Bewegungserscheinungen « wahrgenommen wurden, so folgt hieraus, das alle contractilen Elemen- « tartheilchen aus dem Protoplasma herzuleiten sind und Umgestaltungen « desselben ihren Ursprung verdanken. Somit kann in den Muskelfasern « nicht das Sarkoplasma, das aus dem Hyaloplasma hervorgeht, als con- « traktil angesehen werden, wie CARNOY, VAN GEHUCHTEN, v. LEYDIG, « RAMON Y CAJAL u. A. annehmen sondern nur die Fibrillen. » (p. 15).

Cette phrase du savant anatomiste de Würzbourg nous a beaucoup surpris. Nous avons été étonné de voir CARNOY, VAN GEHUCHTEN et RAMON Y CAJAL figurer dans la liste de ceux qui considèrent l'hyaloplasme d'une cellule ordinaire, ou le sarcoplasme (dans le sens de ROLLETT) de la fibre musculaire, comme l'élément contractile, alors que ce sont précisément CARNOY, VAN GEHUCHTEN et RAMON Y CAJAL qui se sont efforcés d'établir le contraire. Il y a ici une confusion de mots réellement déplorable. Ce que KÖLLIKER appelle *protoplasme* d'une cellule ordinaire est notre *réticulum cellulaire*; ce que KÖLLIKER appelle *hyaloplasme* est notre *enchylème*. Ce qui, dans une fibre musculaire striée, correspond au protoplasme d'une cellule ordinaire, c'est notre réticulum plastinien; ce qui, dans la même fibre, correspond à l'hyaloplasme d'une cellule ordinaire, c'est notre enchylème myosique,

le sarcoplasme de Rollett. Le réticulum seul est contractile, qu'on le considère dans une cellule ordinaire ou dans une fibre musculaire. C'est ce que Carnoy disait déjà en 1884 : « On peut admettre que le *réticulum* est seul doué d'irritabilité et de contractilité. C'est donc lui qui préside aux mouvements physiques, l'*enchylème* demeurant passif, ou à peu près, dans cette catégorie de phénomènes (1) ». C'est ce que nous avons dit et répété nous-même dans nos deux mémoires sur la structure des muscles (2) : il n'y a dans une cellule musculaire striée que deux éléments : un *réticulum*, élément organisé formé de fibrilles longitudinales et transversales soudées aux points de rencontre, et un *enchylème*, élément inorganisé, espèce de plasma nutritif dans lequel se trouve plongé le réticulum musculaire. *Le réticulum seul est contractile.* Cela revient donc bien à dire que la partie essentielle et contractile du muscle est le réseau, c'est-à-dire la seule partie organisée, la seule *partie fibrillaire* existant *réellement* dans le muscle vivant. Il ne peut y avoir de doute sur ce point. On est d'ailleurs universellement enclin aujourd'hui à reconnaître que là où il y a contractilité, on trouve comme base de cette contracilité une structure fibrillaire. Nous croyons avoir été, avec Carnoy, un des premiers à l'établir pour les cellules musculaires et à combattre les théories de Krause, Merkel, Engelmann, Schäfer, Fréderico, Ranvier et bien d'autres sur le mécanisme de la contraction. Ballowitz, dans son récent et intéressant travail sur la structure fibrillaire et la contractilité (3), établit le même fait pour la partie mobile des spermatozoïdes.

Rollett admet avec nous que, dans le muscle, la partie fibrillaire est la partie contractile; mais nous croyons que Rollett se trompe entièrement quand il affirme que, dans le *muscle vivant*, les fibrilles préexistent telles qu'elles apparaissent dans une fibre fixée par un réactif coagulant. C'est là le point en litige. Ainsi, tandis que sur un muscle fixé par l'alcool, Rollett considère les fibrilles, alors nettement visibles, comme formées *exclusivement* par sa substance fibrillaire, sa substance interfibrillaire existant intacte et *invisible* entre ces fibrilles; *nous* admettons que la véritable substance fibrillaire du muscle, les filaments longitudinaux de notre réseau

(1) Carnoy : *Biologie cellulaire*; fasc. 1, 1884, p. 196.

(2) A. Van Gehuchten : *Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée*; La Cellule, t. II, 2e fasc., 1886, 293—453. — *Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée chez les vertébrés*; La Cellule, t. III, 2e fasc., 1888, p. 247—316.

(3) Ballowitz : *Fibrilläre Structur und Contractilität*; Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 46, 1889.

musculaire, se trouve à l'intérieur même des fibrilles de Rollett, et que le sarcoplasme de ce savant, notre enchylème myosique, s'est scindé en deux parties : une partie liquide interposée entre les fibrilles et une partie solide coagulée à l'entour des trabécules de notre réseau. Les fibrilles de Rollett correspondent donc à la fois et aux filaments longitudinaux de notre réticulum et à la partie myosique de notre enchylème. Sur un muscle traité par le clorure d'or, nous croyons que la partie colorée est formée en grande partie par notre réticulum musculaire, et que la substance interfibrillaire est incolore parce qu'elle est dissoute. Rollett admet au contraire que la partie colorée ici représente la partie invisible sur les muscles fixés : le *sarcoplasme*. Répétons-le. Si Rollett peut trouver un moyen de colorer, sur un muscle fixé par un réactif coagulant, les trabécules de son sarcoplasme entre les bâtonnets musculaires de ses fibrilles, nous sommes prêt à déclarer hautement que Rollett a raison, et à admettre avec lui que le chlorure d'or ne colore que la substance interfibrillaire, notre enchylème myosique. Nous attendrons sa démonstration.

Mais revenons aux cavités sanguines de la valvule œsophagienne.

Des cavités sanguines existent donc entre le revêtement épithélial proventriculaire et la couche musculaire, et, comme nous le verrons plus loin, ces cavités s'étendent sur toute la longueur de l'œsophage invaginé jusqu'au niveau de l'anneau musculaire. Dans la partie de l'œsophage qui traverse la cavité inférieure du proventricule, des cavités sanguines existent encore entre la couche musculaire et l'épithélium œsophagien. Sur toute la longueur de l'intestin antérieur, la couche musculaire est séparée des cellules épithéliales par une mince lamelle conjonctive. Dans la partie inférieure de l'œsophage, ces deux tuniques s'écartent l'une de l'autre, et laissent entre elles un espace vide, occupé par le liquide sanguin et communiquant avec les cavités sanguines extramusculaires. Cette cavité interne est traversée également par des lames qui partent de la couche contractile, se divisent en fibrilles indépendantes et vont s'insérer à la face profonde de la tunique propre, sur laquelle reposent les cellules épithéliales. On voit aisément et clairement que ces lames de nature musculaire sont en continuité directe avec les fibres musculaires striées circulaires, dont elles ne forment pour ainsi dire que des prolongements lamellaires, ainsi que cela ressort de la fig. 30.

Voyons maintenant la structure de l'épithélium externe et la disposition de la cavité sanguine dans la partie de l'œsophage qui occupe la première cavité du proventricule.

Les cellules épithéliales externes, très aplaties et très petites, semblent fusionnées entre elles, de façon à former une couche uniforme de protoplasme granuleux, renfermant un nombre considérable de noyaux ténus et excessivement pauvres en nucléine. Cette espèce de syncytium est limitée en dedans par une membrane mince et nette qui la sépare de la cavité sous-jacente. La membrane qui limite ces cellules du côté du proventricule est assez épaisse et présente, au niveau des cellules épithéliales inférieures, une différentiation cuticulaire tout à fait particulière. Elle est recouverte, sur une étendue assez grande, d'un nombre considérable de petites pointes, véritables crochets faisant saillie dans la cavité proventriculaire. Lorsque les cavités sanguines regorgent de liquide, cette membrane épithéliale s'applique intimement contre la paroi propre du proventricule. Il est alors facile de constater que toute la partie de la paroi proventriculaire, qui est en contact avec la membrane recouverte de crochets, est formée de cellules spéciales toutes différentes des cellules voisines. Nous verrons plus loin que ces cellules épithéliales de la paroi propre du proventricule sont des cellules sécrétantes. Nous verrons aussi que les matières alimentaires, conduites par l'œsophage directement dans le ventricule chylifique, ne peuvent remonter dans la cavité du proventricule, à cause de la présence d'une double valvule : la valvule œsophagienne, la plus importante, et la valvule proventriculaire. Il se pourrait donc fort bien que, par suite des contractions des cavités sanguines, ces crochets aient pour fonction d'exciter les cellules sécrétantes au moment du passage des matières alimentaires dans l'intestin antérieur.

La disposition des cellules épithéliales externes au niveau de la partie supérieure de l'œsophage invaginée est très curieuse, et la description en est assez difficile. Nous prions le lecteur de bien vouloir jeter les yeux sur les FIG. **6** et **32**. La rangée de cellules épithéliales tout à fait externe, *eppr*, appartient à la paroi propre du proventricule. Ces cellules volumineuses reposent sur une membrane conjonctive, colorée en rouge vif par le carmin aluné : c'est la tunique propre, *tp*, séparant l'épithélium de la couche musculaire circulaire, *mc*. Près de l'anneau musculaire, *am*, les cellules épithéliales, grandes et volumineuses, s'arrêtent brusquement, s'infléchissent un peu sur elles-mêmes, diminuent rapidement de volume et se continuent presque sans intermédiaire avec des cellules excessivement

petites, à parois épaisses, logeant un noyau minuscule et pauvre en nucléine. Le côté de ces cellules épithéliales tourné vers la cavité du proventricule s'épaissit considérablement. Il se présente comme une membrane épaisse, à bord externe régulier, limitant nettement le cul de sac du proventricule, et à bord interne festonné, aux parties saillantes duquel s'insèrent les cloisons cellulaires. La lame conjonctive, ou tunique propre, sur laquelle reposent ces cellules épithéliales, s'épaissit aussi considérablement, et donne insertion aux fibres musculaires du sphincter œsophagien, *tp'*.

Les cellules, d'abord petites et serrées, augmentent en hauteur au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'anneau musculaire. Là, la lame conjonctive, interposée entre l'épithélium et la couche musculaire, se dédouble : un feuillet interne, *fi*, continue à recouvrir les fibres musculaires du sphincter; l'autre feuillet, externe, *fe*, s'écarte du premier, tout en restant à une certaine distance du revêtement épithélial proventriculaire. L'espace laissé libre entre les deux feuillets conjonctifs, *cs*, est occupé par du liquide sanguin et forme la partie supérieure de la cavité sanguine générale qui, dans la valvule œsophagienne, est située entre la tunique musculaire et l'épithélium externe. Mais ici cette cavité sanguine n'est jamais traversée par des lames ou des fibrilles, de même qu'elle ne s'étend jamais entre la couche musculaire et l'épithélium œsophagien.

Le feuillet de dédoublement externe de la lame conjonctive ne s'applique pas à la face profonde des cellules épithéliales, mais reste à une certaine distance de ces dernières. Dans l'espace libre apparaît une disposition curieuse dont nous ignorons complétement la signification histologique et physiologique. Cet espace est occupé par un réseau assez compliqué, formé de trabécules fortes et régulières, dont il est difficile de donner une description exacte. Les FIG. **6**, **7** et **32** rendent assez bien l'aspect de ce réseau. On voit que les trabécules s'insèrent d'un côté sur le feuillet conjonctif externe qui limite la cavité sanguine; de là elles se dirigent en dehors et en bas, se bifurquent et s'anastomosent plusieurs fois, circonscrivent des mailles de forme très irrégulière, quelquefois très volumineuses, et vont se perdre sur la membrane épithéliale. Nous disons *membrane épithéliale*, car il nous est impossible de dire si cette membrane est formée, oui ou non, de cellules distinctes. Sur des coupes longitudinales elle se montre nettement limitée du côté de la cavité proventriculaire; du côté interne, au contraire, elle est irrégulière et donne insertion aux trabécules du réseau. Le long de la face interne on trouve, en nombre considé-

rable, des noyaux excessivement petits, pauvres en nucléine et identiques aux noyaux des cellules épithéliales allongées qui forment le cul de sac supérieur de la cavité du proventricule. Plus bas la membrane conjonctive externe se rapproche insensiblement de la membrane épithéliale, et se trouve appliquée à la face profonde des cellules épithéliales à l'endroit où apparaissent les crochets. Les mailles de ce réseau sont occupées par une masse finement granuleuse, assez semblable d'aspect au plasma coagulé des cavités sanguines. Malgré l'examen le plus attentif, il nous a été impossible de rencontrer dans ces mailles des globules sanguins. En parcourant la littérature nous n'avons trouvé signalée aucune disposition semblable. L'étude comparée de l'appareil digestif chez les insectes pourra peut-être nous renseigner sur sa valeur histologique et sur sa signification physiologique.

Nous avons dit, en commençant l'étude de la valvule œsophagienne, que WEISMANN et KOWALEVSKY avaient signalé, chez les larves des muscides, des cellules particulières, qu'ils étaient portés à considérer comme des cellules cartilagineuses, spéciales aux arthropodes. Ces cellules occupent, d'après ces auteurs, la tunique moyenne de l'œsophage invaginé, c'est-à-dire l'endroit exact où, chez la larve de la *Ptychoptera contaminata*, nous avons décrit les cavités sanguines et le revêtement épithélial proventriculaire. En lisant la description donnée par WEISMANN et KOWALEVSKY de ces cellules spéciales, nous avions cru un instant retrouver chez les muscides des cavités analogues à celles qui existent chez la *Ptychoptera*. Mais des coupes longitudinales et transversales pratiquées dans la région du proventricule nous ont appris que les descriptions de ces savants étaient conformes à la réalité, et que la structure de la valvule œsophagienne dans les larves des muscides est tout à fait différente de celle décrite plus haut chez la *Ptychoptera contaminata*.

Nous avons reproduit dans la FIG. **33** une partie de la valvule œsophagienne d'une larve de mouche. On y voit clairement que la valvule résulte d'un simple repli de l'épithélium intestinal. Les cellules épithéliales de la couche moyenne sont grandes et volumineuses, peu sensibles à l'action des réactifs colorants, à contenu homogène, légèrement striée près de la base. Contrairement à l'assertion de WEISMANN, nous avons trouvé dans ces cellules non pas » einen völlig pelluciden, bläschenförmigen Kern », mais un noyau volumineux et riche en nucléine, renfermant à côté d'un nucléole assez gros un boyau nucléinien épais, en apparence unique, pelotonné

sur lui-même. Nous aurons bientôt l'occasion de revenir sur la structure de la valvule œsophagienne des larves des muscides, en publiant les résultats de nos recherches sur la structure histologique de l'appareil digestif des asticots.

Paroi propre du proventricule.

Les cellules épithéliales qui tapissent la paroi propre du proventricule sont grandes et volumineuses. Elles font suite aux cellules petites, à parois épaisses, qui occupent le fond du cul de sac de la cavité proventriculaire. Ce passage se fait insensiblement. Ainsi que le montrent les FIG. **6** et **32**, les cellules particulières, placées au niveau du sphincter œsophagien, d'abord hautes et étroites deviennent de plus en plus petites et s'arrêtent brusquement. A côté, on trouve une ou deux petites cellules à contenu granuleux qui deviennent rapidement volumineuses et tapissent alors la paroi du proventricule, sur toute la longueur correspondant à la partie de la valvule œsophagienne qui est entourée par un réseau particulier. Ces cellules renferment un protoplasme finement granuleux, légèrement strié près de la base. Le noyau est volumineux et riche en nucléine. Celle-ci se présente sous la forme d'un cordon peu épais, dont on ne voit, dans les coupes, que des tronçons ou des sections transversales. Il nous est impossible de dire si ce cordon nucléinien est unique, ou bien s'il en existe plusieurs dans un seul et même noyau.

Ce qu'il y a de plus remarquable dans ces cellules épithéliales, c'est le plateau qui occupe le bord libre tourné vers la cavité du proventricule. Ce plateau peut se présenter sous des aspects bien divers. Il apparaît quelquefois comme une cuticule homogène, mais le plus souvent il est strié; ainsi que le montre la FIG. **35**. A un fort grossissement, on voit sans peine que les stries du plateau sont dues à de minces filaments, s'insérant d'un côté sur une membrane basale qui limite le protoplasme cellulaire, et se terminant aussi, du côté libre de la cellule, a une fine membrane externe. Quelquefois, à certains endroits du plateau, les filaments constitutifs, au lieu d'être rectilignes et parallèles entre eux, sont écartés les uns des autres et légèrement incurvés sur eux-mêmes; c'est surtout à ces endroits que l'on peut constater la présence de la membrane périphérique. Mais le plateau de ces cellules épithéliales n'a pas toujours une structure aussi simple. Il arrive assez souvent que le plateau est double : les filaments qui le constituent, longs et grêles, portent en leur milieu un léger épaississement. Les épaississe-

ments des stries voisines se correspondent et, de plus, ils sont reliés les uns aux autres par une trabécule transversale. Par leur ensemble, celles-ci forment alors une ligne continue parallèle à la membrane basale et à la membrane externe du plateau. Tel est le cas dans la FIG. **37**. Cette figure montre aussi un détail assez intéressant : le plateau s'est détaché accidentellement de la membrane qui le sépare du corps protoplasmatique, et les filaments qui le constituent se montrent libres et indépendants. Dans ce plateau les stries de la moitié externe correspondent exactement aux stries de la moitié interne. Il peut se faire aussi que l'on trouve dans les deux plateaux superposés une disposition tout à fait différente. Ainsi, dans la FIG. **36**, le plateau est également double, mais la partie interne est striée et formée de filaments juxtaposés, la partie externe, au contraire, paraît homogène.

Enfin, le plateau de ces cellules épithéliales montre quelquefois une structure encore plus compliquée. Ainsi, dans le plateau dessiné dans la FIG. **38**, on trouve deux lignes concentriques parallèles à la membrane basale et à la membrane périphérique. Ce plateau semble donc formé de trois plateaux superposés.

Mais la disposition la plus curieuse est celle que nous avons représentée dans la FIG. **39**. Nous trouvons ici un plateau externe finement strié, formé de filaments longs et grêles. A la base de ce plateau existe une membrane assez épaisse, en dessous de laquelle apparaît un second plateau formé de filaments gros et courts placés à des distances assez grandes les uns des autres. Ces filaments se terminent à leur extrémité interne par un petit renflement, puis apparaît la membrane cellulaire comme une ligne claire et homogène. Sous cette membrane, le protoplasme cellulaire commence déjà à organiser un troisième plateau.

Depuis que HENLE (1), en 1837, a signalé pour la première fois le plateau dans les cellules épithéliales qui recouvrent les villosités intestinales, un grand nombre d'auteurs ont parlé de sa structure. Les cellules épithéliales de l'intestin ont été choisies le plus souvent comme objet d'étude. L'existence du plateau n'est niée par personne, mais sa structure, son origine et sa fonction ont reçu les interprétations les plus diverses (2). Après avoir

(1) HENLE : *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium*, Berolini, 1837, p 19. (Cité d'après PANETH.)

(2) Le plateau a reçu des noms bien différents, voici les plus usités : bourrelet transparent, Stäbchensaum, Basalsaum, Porenmembran, Stäbchencuticula, Streifensaum, Härchensaum, Bürstenbesatz, Bürstenorgan, Deckelsaum.

été considéré par GRUBY et DELAFOND (1) comme un *bourrelet transparent*, KÖLLIKER (2) et FUNKE (3) y ont découvert les stries parallèles. KÖLLIKER, et après lui un grand nombre d'auteurs, considèrent les stries comme dues à des canalicules qui traversent le bourrelet, de là le nom de » *Porenmembran* « donné au plateau. BRETTAUER et STEINACH (4) attribuent la striation du plateau à l'existence dans celui-ci de bâtonnets juxtaposés. VON WITTICH (5), LAMBL (6), VLAKOVICH (7) et AMICI (7) nient de nouveau sa striation ; VON WITTICH va même si loin, qu'il considère le plateau comme une production cadavérique. LAMBL y voit une membrane cellulaire épaisse et réfringente. WIEGANDT (8) le prend pour un produit de sécrétion, les stries résultant d'un simple plissement de la substance sécrétée. DÖNITZ (9) est du même avis : le plateau est quelque chose d'accidentel, une sécrétion dépourvue de toute structure et qui, dans certaines conditions, se clive de façon à donner l'impression de pores ou de bâtonnets. Nous serions entraîné trop loin si nous devions rapporter ici tous les avis qui ont été formulés à propos de la structure du plateau. Nous renvoyons le lecteur, que la chose intéresse, au travail de VON THANHOFFER (10), où se trouve une littérature complète de tout ce qui a été publié sur le plateau jusqu'en 1874. Qu'il nous suffise de rapporter ici les idées de HEIDENHAIN et de PANETH, exprimées tout récemment sur le même sujet.

D'après HEIDENHAIN (11), le plateau des cellules épithéliales de l'intestin peut être formé de deux parties bien différentes : de bâtonnets provenant directement du protoplasme cellulaire et d'une substance intermédiaire homogène : le plateau est alors strié et les stries sont dues aux bâtonnets.

---

(1) GRUBY et DELAFOND : *Résultats des recherches faites sur l'anatomie et les fonctions des villosités intestinales*; Comptes rendus de Paris, 1843, p. 1194.

(2) KÖLLIKER : *Nachweis eines besonderen Baues der Cylinderzellen des Dünndarms, der zur Fettresorption in Bezug zu stehen scheint*; Würzburger Verhandl., Bd. 6, p. 253, 1856.

(3) FUNKE : *Beiträge zur Physiologie der Verdauung*; Zeitschr. f wiss. Zool., Bd. 7, p. 315, 1856

(4) BRETTAUER et STEINACH : *Untersuchungen über das Cylinderepithelium der Darmzotten und die Beziehung zur Fettresorption*; Sitzungsber. Wien, Bd. 23, Heft 1 u. 2, p. 303-312, 1857.

(5) WITTICH : Virchow's Archiv, Bd. 11, p. 37.

(6) LAMBL : Prager Vierteljahrsschrift für die praktische Heilkunde, Bd. 61, p. 11, 1859. (Cité d'après V. THANHOFFER.)

(7) VLAKOVICH et AMICI, cités d'après V. THANHOFFER.

(8) WIEGANDT : *Untersuchungen über das Dündarmepithel*; Dorpat, 1860.

(9) W. Dönitz : *Uebr die Schleimhaut des Darmkanals;* Archives de Müller, 1864, p. 367-406.

(10) V. THANHOFFER : *Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten*; Pflüger's Archiv, Bd. 8, p. 391-443, 1874.

(11) HEIDENHAIN : *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut*; Pflüger's Archiv; Bd 43, Supplementheft, 1888.

Mais les bâtonnets du plateau sont de simples prolongements du corps protoplasmatique et celui-ci peut les faire rentrer dans son sein ; si cela se fait, le plateau est alors formé exclusivement de la substance intermédiaire et paraît homogène. Enfin, le plateau peut aussi être constitué par les bâtonnets seuls, la substance intermédiaire ayant disparu; celle-ci doit alors être régénérée par la cellule épithéliale.

PANETH (1) n'a pu se faire une idée exacte de la structure du plateau; voici comment il s'exprime : « Eine sichere Ansicht über das Wesen des Bourrelets, über die Art und Weise, wie es aus einer Erscheinungsform in die andere übergeht, habe ich nicht gewonnen. Nur dass er unter gewissen Umständen aus Stäbchen besteht, ist sicher. Am plausibelsten erscheint mir die Ansicht EBERTHS (*Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven*, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, p. 490, 1866) welche derselbe an einem ähnlichen Object, wie das uns beschäftigende, nämlich an der Cuticula der Epidermiszellen von Froschlarven durch Behandlung mit Chlorgold gewonnen und mit Beziehung auf das Bourrelet des Darmepithels ausgesprochen hat. Darnach bestünde er aus « festeren, stärker lichtbrechenden Stäbchen und einer dieselben zusammenhaltenden weicheren Zwischensubstanz. »

Nous venons de voir que, dans les premières cellules épithéliales de la paroi propre du proventricule de notre larve, le plateau est nettement strié, qu'il est limité de chaque côté par une membrane continue et que les stries sont dues à des filaments d'une épaisseur variable.

Si les avis diffèrent pour ce qui concerne la structure du plateau, ils ne sont pas plus concordants quand il s'agit d'élucider sa fonction physiologique. Le plateau, avons-nous vu, a été découvert par HENLE dans les cellules épithéliales de l'intestin. A cette époque les savants recherchaient activement les voies d'absorption des corps gras dans le tube digestif. KÖLLIKER ayant décrit le plateau comme traversé de canalicules, ceux-ci furent considérés comme les voies par lesquelles les corps gras entraient dans le corps cellulaire, d'autant plus que KÖLLIKER et DÖNITZ avaient vu des gouttelettes graisseuses entre les stries du plateau.

Mais bientôt on signala l'existence d'un plateau dans les cellules épithéliales de différents endroits du corps, et chez les animaux les plus divers.

(1) J. PANETH : *Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels;* Archiv f. mikr. Anat., Bd. 31, Heft 2, p. 141, 1888.

Virchow (1) le trouva dans la vésicule du fiel, Leuckart (2) et Dönitz (3) dans l'épiderme de l'ammocète et du petromyzon. En 1871, Verson (4) le signala dans les glandes de Lieberkühn de l'intestin, et, sous l'empire des idées régnantes, Hoppe-Seyler (5) en tira la conclusion que les glandes de Lieberkühn devaient avoir une fonction résorbante. Longtemps avant lui, Leydig (6) l'avait décrit dans les vaisseaux de Malpighi de quelques insectes. Frenzel (7) le retrouva dans le foie des mollusques et l'intestin moyen des insectes, et le considère comme formé de filaments très fins indépendants les uns des autres à leur bout périphérique. Enfin, ce détail cellulaire, qui fut considéré pendant longtemps comme un caractère des cellules absorbantes, nécessaire au mécanisme de l'absorption, devint l'attribut constant des cellules sécrétantes, au point que Tornier (8), ayant décrit sous le nom de *Bürstenbesätze* le plateau découvert par Heidenhain dans les cellules glandulaires de l'estomac de plusieurs batraciens, de quelques sauriens et de quelques mammifères, le considéra comme ayant des rapports très intimes avec l'activité sécrétante de ces cellules : « Es hängen die Bürstenbesätze, conclut-il, mit der Secretionsthätigkeit zusammen; aber das Wie lässt sich noch nicht entscheiden. » Tornier le retrouva aussi dans les reins des amphibies et de quelques mammifères, où Nussbaum (9) et Klein (10) d'ailleurs l'avaient déjà signalé depuis longtemps.

Il est bien vrai que Heidenhain a fait remarquer que le plateau des cellules glandulaires diffère de celui des cellules épithéliales des villosités intestinales. Il admet, en effet, contre Paneth, l'existence d'un plateau strié

---

(1) Virchow : *Ueber das Epithel der Gallenblase und über einen intermediären Stoffwechsel*; Virchow's Archiv, Bd. 11, 1857.

(2) Leuckart : *Porenkanälchen in den Epidermiszellen von Ammocœtes*; Abh. d. phys. med. Ges in Würzburg, 1856.

(3) Dönitz : *Ueber die Schleimhaut des Darmkanals*; Archives de Müller, 1864, p. 367-406.

(4) Verson : L'article « Darmkanal » dans Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig, 1871, Bd. 1, p. 410.

(5) Hoppe-Seyler : (Cité d'après Tornier.)

(6) Leydig : *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*; 1857, p. 474.

(7) Frenzel : *Ueber die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885, p. 25. — *Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration*; Ibid., Bd. 26, 1886, p. 281.

(8) Tornier : *Ueber Bürstenbesätze und Drüsenepithelien*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886, p. 181-191.

(9) Nussbaum : *Fortgesetzte Untersuchungen über die Secretion der Niere*; Pflüger's Arch., Bd. 17, 1878, p. 587. — *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886, p. 442.

(10) Klein : *Histological Notes*; Quaterly Journal, 1881, p. 231.

dans les cellules glandulaires, mais ce plateau serait d'une nature autre que dans les cellules des villosités : « Er fehlt nicht selten, dit-il (1), wo er vorhanden erreichen die stäbchenartige Gebilde doch niemals die Höhe wie auf den Zottenzellen, und erscheinen im Ganzen viel sarter als dort. » Nous verrons plus loin que HEIDENHAIN a raison : la structure du plateau diffère avec la fonction de la cellule qui le porte, mais cette différence est tout autre que celle indiquée par HEIDENHAIN. Il peut manquer aussi bien dans les cellules absorbantes que dans les cellules sécrétantes, et dans ces dernières les filaments constitutifs du plateau peuvent avoir une longueur variable en rapport avec la sécrétion, longueur qui dépasse très souvent de beaucoup celle du plateau des cellules absorbantes.

L'existence d'un plateau semble donc généralement admise pour des cellules ayant des fonctions complétement différentes : les cellules absorbantes et les cellules sécrétantes. On trouve même une structure analogue pour des cellules qui ne remplissent aucune de ces deux fonctions : telles les cellules de la vésicule biliaire (VIRCHOW) et les cellules épidermiques de l'ammocète et du petromyzon (LEUCKART et DÖNITZ).

Nous verrons plus loin que l'on retrouve le plateau dans toutes les cellules de l'intestin moyen de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, ainsi que dans les cellules des huit petites glandes tubuleuses qui dépendent du médi-intestin, et cela aussi bien dans celles des cellules épithéliales, que nous considérons comme cellules absorbantes, que dans les cellules manifestement glandulaires ou sécrétantes. Nous verrons aussi que, contrairement à ce que TORNIER a observé dans les cellules glandulaires de l'estomac des batraciens, le plateau peut disparaître pendant l'activité absorbante ou sécrétante de la cellule, au point qu'un grand nombre de ces cellules en sont totalement dépourvues ; mais le plateau reparaît toujours dès que la cellule rentre momentanément au repos. Aussi, n'hésitons-nous pas à déclarer que nous considérons le plateau comme un simple organe de protection des cellules épithéliales, comme une espèce de cuticule d'une structure spéciale destinée à protéger les cellules épithéliales contre les lésions du dehors, mais construite en même temps de façon à ne pas entraver les fonctions de la cellule. FRENZEL (2) a déjà exprimé la même manière de voir. Tout récem-

(1) HEIDENHAIN : *Beiträge zur Histologie und Physiologie des Dünndarmepithels* ; Pflüger's Archiv, Bd. 43, Supplementheft, p. 25, 1888.

(2) FRENZEL : *Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration* ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, p. 287.

ment LORENZ (1) est arrivé à la même conclusion pour le plateau des cellules épithéliales du rein.

Une question importante est celle de l'origine du plateau. Comment se reforme-t-il après destruction par suite de l'activité cellulaire? Il y a quelques années encore une pareille question eût paru téméraire et bien embarrassante. On n'avait alors aucune idée de la structure interne du protoplasme, que l'on décrivait volontiers comme une masse hyaline et homogène ou plus ou moins granuleuse. Aujourd'hui on peut répondre à cette question d'une façon bien simple : le plateau se forme aux dépens de la partie organisée qui existe dans tout protoplasme cellulaire : le *réseau protoplasmatique*. Et en effet, quand on examine une coupe longitudinale de la région du proventricule où ces cellules épithéliales se présentent obliquement de façon à mettre sous les yeux de l'observateur, en même temps qu'une partie de la coupe transversale, une partie plus ou moins grande de la face libre, comme c'est le cas pour la FIG. 40, on voit manifestement qu'au niveau de la membrane externe les filaments constitutifs du plateau ne sont pas libres. Ils sont unis les uns aux autres par des trabécules transversales. En effet, il existe là un réseau à mailles polygonales, et c'est aux angles de ces polygones que viennent s'insérer les bouts périphériques des filaments. Il y a plus. Les filaments du plateau ne sont pas libres non plus du côté qui regarde les cellules; ils sont en rapport plus ou moins intime avec le protoplasme cellulaire. A leur bout central, en effet, les filaments du plateau se continuent avec la membrane cellulaire qui les sépare directement du protoplasme, très souvent même les filaments présentent à ce niveau un léger renflement, ou nodosité, comme cela existe dans toutes les cellules sécrétantes du médi-intestin de notre larve, et comme HEIDENHAIN (2) l'a signalé déjà pour les cellules épithéliales de l'intestin de la salamandre, du chien et du chat. Les filaments du plateau ne sont donc pas libres, ils sont en rapport intime avec la membrane basale et, par là, avec le protoplasme cellulaire. Tel est aussi l'avis de HEIDENHAIN (3). Il n'est pas douteux, dit-il, «dass die Stäbchen mit dem Protoplasma in enger Verbinding stehen... ». KLEIN (4) et RABL (5) précisent davantage; ils prétendent que les filaments du plateau se continuent

(1) LORENZ : *Untersuchungen über den Bürstenbesatz und dessen Bedeutung an normalen und pathologischen Nieren*; Zeitschr. für klinische Medicin, Bd. 15, 1889. p. 400-440.

(2) HEIDENHAIN : loc. cit., p. 15.

(3) HEIDENHAIN : loc. cit., p. 13.

(4) KLEIN : loc. cit.

(5) RABL : *Ueber Zelltheilung*; Morphol. Jahrbuch, Bd. X, 1885.

directement avec le réseau du protoplasme. Comme nous le dirons plus loin, nous avons observé ce fait de la façon la plus évidente dans les cellules sécrétantes de l'intestin moyen et des glandes tubuleuses : des nodosités que l'on trouve au bout central des filaments du plateau, partent de petites trabécules qui se perdent dans le protoplasme cellulaire.

De tous ces faits nous croyons pouvoir conclure que le plateau n'est pas une paroi cellulaire d'une structure spéciale, complétement indépendante du corps cellulaire, mais qu'il constitue un simple produit de la différentiation du réseau protoplasmatique, d'accord en cela avec Rabl et Klein. Cette différentiation est profonde et porte à la fois sur les caractères physiques et chimiques du réseau. Dans le corps cellulaire, en effet, le réseau est délicat, formé de trabécules fines et courtes; de plus, il est irrégulier : les mailles ont toutes les formes et occupent toutes les positions. Dans le plateau, au contraire, les trabécules du réseau se sont régularisées : toutes ont même longueur, même épaisseur, et toutes sont placées à égale distance les unes des autres. Le réseau cellulaire a subi aussi, dans sa partie périphérique, des différentiations chimiques dont la nature intime nous échappe encore, mais qui se révèlent suffisamment par la façon différente dont les deux parties du même réseau, plateau et réseau protoplasmatique, se comportent vis-à-vis des différents réactifs et notamment des colorants. C'est parce que Rabl et Klein n'ont pas fait ressortir cette différentiation profonde, à la fois physique et chimique, dont le réseau pouvait être le siège, que Heidenhain et Paneth se sont refusé de considérer le plateau comme une partie différentiée du réseau; et, à ce point de vue, nous comprenons fort bien l'objection de ces deux savants : « In dem Protoplasma sieht man ja oft eine feine Längstreifung, dit Heidenhain, aber die Substanz, welche derselben entspricht, ist in Tinctionsmitteln färbbar, welcke die Stäbchen nicht färben. Bei unserer unvollkommenen Bekanntschaft mit der Constitution des Protoplasmas würde es vergeblich sein, die Stäbchen mit einem bestimmten Bestandtheile derselben in verknüpfung zu setzen; es genügt mir vorläufig festzustellen dass ein unmittelbarer Zusammenhang derselben mit dem Zellleibe vorhanden ist » (1). Et Paneth, après avoir constaté que le plateau se comporte autrement que le corps cellulaire vis-à-vis des réactifs colorants, conclut : « Ich glaube, diese Angaben werden zeigen, dass bei der Maus das Bourrelet von Protoplasma

(1) Heidenhain ; loc. cit., p. 14.

der Zelle verschieden ist und dass man also nicht die Stäbchen desselben einfach als Fortsetzung der Filarmasse der Zelle auffassen kann, die am freien Ende der Zellen eine so mächtige Entwickelung gewinnt, dass von der Interfilarmasse nichts mehr übrig bleibt (RABL) » (1).

Ces différences de coloration s'expliquent donc par différentiation chimique du réseau, et ne prouvent absolument rien ni pour ce qui concerne l'organisation physique du plateau ni pour son origine.

Cette manière de concevoir le plateau, comme un produit de la différentiation du réseau protoplasmatique, explique d'une façon bien simple la grande facilité avec laquelle il se reconstitue après une destruction partielle ou totale. Elle nous donne aussi la clef pour interpréter ces plateaux étranges, formés de deux ou trois couches superposées, FIG. **36**, **37**, **38**, **39**. Chaque assise de trabécules d'un pareil plateau correspond, pour nous, à une époque différente de l'activité cellulaire. Quand une cellule a produit, du côté de sa face libre, par une première différentiation de son réseau, un plateau formé de filaments parallèles, étroits et serrés, elle peut, sans aucun inconvénient, à une époque ultérieure, former un second plateau dans la partie indifférente de son protoplasme qui touche le premier. Si ces deux époques sont très rapprochées, la membrane qui sépare les deux plateaux sera à peine sensible, FIG. **37** et **38**; dans le cas contraire cette membrane peut devenir épaisse, FIG. **39**. Le second plateau sera identique au premier si les conditions de l'activité cellulaire sont restées les mêmes, FIG. **37** et **38**. Il sera différent dès qu'une de ces conditions aura changé. Nous ignorons absolument quelles sont toutes les conditions qui peuvent influencer l'activité d'une cellule, mais nous sommes en droit de les supposer nombreuses. L'organisation du plateau et sa constitution chimique pourront donc varier à l'infini; elles peuvent varier et varient même dans un seul et même plateau : témoins les FIG. **36**, **37**, **38** et **39**.

Mais, hâtons-nous de le déclarer, ces idées que nous venons d'émettre sur la genèse du plateau, et qui s'appliquent plus ou moins directement à une des questions les plus importantes de la cytologie générale, celle de la structure et de la genèse des membranes cellulaires et des cuticules, nous les avons puisées dans les leçons de Biologie cellulaire professées à Louvain par notre savant maître, M. le professeur J. B. CARNOY. Ces idées lui appartiennent. Pendant de longues années il s'est beaucoup occupé de la

(1) PANETH : loc. cit., p. 141.

genèse et de la constitution des membranes cellulaires, explorant avec une grande patience les cellules des deux règnes, essayant les réactifs les plus divers sur les cuticules et les membranes. Il a commencé, depuis longtemps déjà, à grouper ensemble toutes ses observations sur les membranes et les cuticules pour en faire l'objet du second fascicule de sa Biologie cellulaire qui, nous l'espérons, paraîtra sans tarder (1).

Les cellules épithéliales de la paroi propre du proventricule présentent donc un plateau sur leur face libre ou interne. Mais ce plateau n'existe pas sur toute la longueur du proventricule. Un peu au-dessus de l'étranglement circulaire, FIG. **5**, *e*, le plateau disparaît ; les cellules épithéliales possèdent à ce niveau des caractères tout à fait particuliers, qui les font reconnaître au premier coup d'œil. Elles forment un massif de cellules spéciales, étroites, allongées, fortement serrées les unes contre les autres; ce massif est encaissé entre les cellules voisines qui le surplombent à ses deux extrémités, FIG. **41**. Le noyau de ces cellules est petit, il renferme un nucléole volumineux très sensible aux réactifs colorants et quelques granulations nucléiniennes éparpillées. Le protoplasme est granuleux, traversé par des trabécules fortes et irrégulières, qui affectent cependant une disposition radiale souvent très évidente, au point que l'on peut les suivre à travers toute la hauteur de la cellule. Le protoplasme est vacuoleux; on voit dans son sein une foule de petites vacuoles qui augmentent encore l'irrégularité de sa structure. Il n'existe pas de plateau. Une simple membrane très fine limite ces cellules du côté de la cavité du proventricule. Les stries radiales du protoplasme viennent se terminer contre cette membrane, et simulent parfois, par suite de l'absence des granulations de l'enchylème, un plateau plus ou moins développé. A l'endroit où ces stries radiales se terminent sur la membrane, elles présentent un épaississement très apparent, FIG. **41** et **42**. Les cellules de ce massif n'ont pas toujours toutes la même hauteur; on en trouve quelquefois deux ou trois plus petites, entièrement recouvertes par les cellules précédentes à plateau qui viennent les surplomber, FIG, **5**. C'est au niveau de ces cellules spéciales que le revêtement épithélial externe de la valvule œsophagienne présente la membrane garnie de crochets, dont nous avons parlé plus haut. Lorsque les cavités sanguines regorgent de liquide, cette membrane vient s'appliquer intimement contre la paroi du proventricule, et alors les crochets s'enfoncent dans ces cellules spéciales. Quand, au

(1) Du reste, nous réservons pour notre collègue G. GILSON l'étude plus approfondie et comparée du plateau dans les divers groupes ; cette étude l'occupe depuis plusieurs années.

contraire, les cavités sanguines se vident, une véritable cavité proventriculaire apparaît, et la face interne de ces cellules devient nettement visible; mais on trouve alors cette face libre recouverte d'une masse granuleuse qui semble se continuer entre les stries radiales avec l'enchylème cellulaire, FIG. **41** et **42**. Nous considérons ces cellules spéciales comme des cellules sécrétantes, et nous avons émis plus haut l'hypothèse que la membrane recouverte de crochets, qui tapisse à cet endroit la valvule œsophagienne, avait peut-être pour but, lors des contractions des cavités sanguines et de l'œsophage, d'exciter directement ces cellules spéciales. Nous savons déjà que la disposition même de la valvule œsophagienne empêche les matières alimentaires d'entrer dans le proventricule, et de stimuler ainsi l'activité propre de ces cellules.

Au niveau de l'étranglement circulaire du proventricule, les cellules épithéliales sont cuboïdes; elles restent telles sur tout le reste de la paroi du proventricule. Leur noyau est relativement volumineux, il renferme un ou deux nucléoles assez petits, et un grand nombre de granulations nucléiniennes. Le protoplasme est régulièrement granuleux, un peu strié à sa base, FIG. **43** et **44**. Ces cellules sont limitées en-dedans tantôt par une membrane, FIG. **43**, tantôt par un plateau peu élevé, FIG. **44**.

Ventricule chylifique.

Le proventricule est séparé du ventricule chylifique par un sillon circulaire, FIG. **2**. Sur des coupes microtomiques longitudinales, ce sillon correspond à un repli de la paroi propre du médiintestin. Le revêtement épithélial, la tunique propre et la couche musculaire circulaire entrent dans la constitution de ce repli. La couche musculaire longitudinale et la mince lamelle conjonctive qui la recouvre passent directement du ventricule chylifique sur le proventricule. Nous proposons d'appeler ce repli circulaire qui fait saillie dans le ventricule chylifique : *valvule proventriculaire*. A notre connaissance, cette valvule proventriculaire n'a pas encore été signalée. Les auteurs qui ont étudié l'appareil digestif des arthropodes ne parlent que de la valvule cardiaque ou œsophagienne. Nous ne pensons pas cependant que cette valvule proventriculaire soit une disposition exclusivement propre au tube intestinal de la larve de la *Ptychoptera contaminata*; nous sommes convaincu que cette valvule se retrouvera encore ailleurs. En tous cas, nous pouvons affirmer que dans notre larve elle constitue

une disposition tout à fait normale, nous l'avons retrouvée dans toutes nos coupes longitudinales. La FIG. 5 montre clairement comment cette valvule proventriculaire est placée par rapport à la valvule œsophagienne. Grâce à cette double valvule, les matières alimentaires introduites directement dans le ventricule chylifique ne peuvent pas remonter dans le proventricule ; nous ne les y avons du reste jamais rencontrées.

La description des éléments cellulaires du revêtement épithélial du ventricule chylifique est facile ; sur toute la longueur de cette partie du tube intestinal, qui atteint en moyenne 3 à 4 centimètres, on ne trouve en effet que deux espèces de cellules, à caractères nettement tranchés : des *cellules sécrétantes* ou *cellules glandulaires*, ce sont les plus nombreuses, et des cellules d'une nature spéciale, que nous considérons comme des *cellules absorbantes*. Nous allons décrire séparément ces deux espèces de cellules.

Cellules sécrétantes.

Les cellules sécrétantes et les cellules absorbantes ne sont pas entremêlées dans le revêtement épithélial de l'intestin moyen ; elles sont groupées ensemble à des endroits parfaitement déterminés. Les cellules absorbantes forment exclusivement le revêtement épithélial sur une longueur d'environ un centimètre à partir de l'embouchure dans le ventricule chylifique des huit petites glandes tubuleuses. Elles occupent donc la région moyenne du ventricule chylifique. La partie antérieure ou proximale de ce ventricule, comprise entre la valvule proventriculaire et les glandes tubuleuses, ainsi que toute sa moitié postérieure ou distale, sont tapissées par des cellules qui possèdent les mêmes caractères physiques et qui remplissent la même fonction physiologique. Ce sont des cellules sécrétantes, ou glandulaires, déstinées à produire les substances nécessaires à la digestion des matières alimentaires, et à les déverser dans le canal intestinal. Nous allons décrire ensemble toutes les cellules sécrétantes.

Quand on examine des coupes longitudinales ou transversales du ventricule chylifique dans les deux régions occupées par les cellules sécrétantes, on voit que les éléments constitutifs du revêtement epithélial sont des cellules allongées et assez étroites. Leur face basale repose sur la tunique propre qui la sépare des éléments de la couche des muscles circulaires; cette face ne présente rien de particulier. Mais ce qui frappe au premier abord, c'est la face libre de ces cellules épithéliales, celle qui les limite

du côté de la cavité intestinale. Loin d'être régulière, cette face présente les aspects les plus divers, ainsi que le prouvent les nombreuses figures de la Pl. IV. C'est de ce côté-là, en effet, que les cellules se débarrassent des produits de sécrétion qu'elles ont élaborés dans leur sein. Les différentes cellules d'une même coupe ont été fixées à des moments différents de leur activité sécrétoire : les unes au repos, les autres dans les différentes phases de l'excrétion; nous devons donc nous attendre à rencontrer ici les aspects les plus variés.

Avant de décrire le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion, disons un mot du protoplasme et du noyau de ces cellules épithéliales. Ces deux parties cellulaires se montrent partout avec les mêmes caractères : le protoplasme est toujours granuleux, dépourvu de corps figurés ou d'enclaves et nettement strié à sa base. Le noyau relativement volumineux, eu égard aux dimensions de ces cellules, est riche en nucléine; celle-ci s'y présente sous forme de tronçons, appliqués de préférence à la face interne de la membrane nucléaire, et d'un nucléole irrégulier et assez gros occupant plus ou moins le centre du noyau.

Étudions maintenant le mécanisme de la sécrétion.

Nous venons de dire que les cellules épithéliales ne renferment jamais de corps figurés ou d'enclaves : c'est assez dire que les parties destinées à être déversées dans le canal intestinal doivent se présenter sous une forme plus ou moins liquide.

C'est précisément parce que les produits de sécrétion se présentent sous cette forme liquide, qu'il nous est impossible de dire quand une cellule épithéliale au repos renferme de ces produits. La nature sécrétante de ces cellules n'est visible qu'au moment où elles se préparent à l'excrétion; alors, en effet, la membrane cellulaire se soulève, et une partie du corps protoplasmatique fait saillie dans la cavité intestinale.

Avant d'aller plus loin, il convient de définir ce que nous entendons par *sécrétion* et *excrétion*. Nous croyons avec Ranvier (1), que l'élaboration, au sein du protoplasme, d'une substance définie est l'acte sécrétoire par excellence, en se plaçant au point de vue le plus général, tandis que le départ de cette substance est plutôt un acte d'excrétion. Aussi longtemps qu'une cellule ne fait que sécréter, c'est-à-dire élaborer à son intérieur les produits à excréter, on dit généralement que cette cellule est *au repos*.

(1) Ranvier : *Le mécanisme de la sécrétion*; Journal de Micrographie, t. XI, 1887, p. 14.

Malgré la contradiction manifeste qui existe entre le terme de cellule glandulaire *au repos* et la définition qu'on en donne : cellule élaborant dans son sein les produits à excréter, cette expression peut, à la rigueur, convenir aux cellules glandulaires étudiées jusqu'à ce jour, c'est-à-dire aux cellules caliciformes et aux éléments des glandes muqueuses ou séreuses. Ces cellules, en effet, ne présentent pas de modifications extérieures notables pendant l'élaboration des produits à éliminer; en outre, dans les cellules mucipares, la substance élaborée n'est pas précisément la substance à excréter. Les auteurs sont d'accord pour admettre que dans les cellules mucipares il se forme, pendant le repos, du mucigène; c'est seulement au moment où la glande entre en activité que ce mucigène serait transformé en mucus pour être expulsé. Mais cette expression de *cellule au repos* est fautive si on veut l'appliquer aux cellules glandulaires du médiintestin de notre larve. Ici, en effet, l'élaboration des produits à éliminer entraîne des modifications considérables dans la forme extérieure de la cellule, et les produits élaborés sont des produits à excréter; ce serait donc un véritable contre-sens que de désigner sous le nom de cellule *au repos*, une cellule qui, par tous ses caractères extérieurs, témoigne au contraire d'une activité sécrétoire des plus vives. Pour les éléments glandulaires nous dirons donc qu'ils sont *en activité*, dès qu'ils commencent à élaborer les produits à excréter; cette activité se manifeste par le soulèvement, en un ou plusieurs points, de la membrane qui limite ces cellules du côté de la cavité intestinale. Nous dirons au contraire que ces éléments sont *au repos*, aussi longtemps qu'au niveau de leur face libre la membrane ne fait pas saillie. Au point de vue de la *fonction de sécrétion*, ces cellules épithéliales sont alors véritablement *au repos*, parce que, apparemment, elles n'élaborent pas les produits de sécrétion.

Cette expression de *cellule au repos* a donc une signification tout à fait de convention. Par là nous ne voulons pas affirmer qu'aussi longtemps qu'une cellule glandulaire n'élabore pas les produits à sécréter, cette cellule est inactive. Loin de là. Nous sommes convaincu au contraire qu'une cellule *vivante* est toujours en activité, est toujours le siége de combinaisons et de décompositions chimiques, par cela seul qu'elle est vivante. Mais par l'expression de *cellule au repos* nous voulons simplement et uniquement faire ressortir ce fait que, extérieurement, cette cellule ne présente aucun indice qui nous permette de conclure à son activité.

Sous notre plume, *cellule au repos* a la même signification que *noyau au repos* désignant des noyaux qui ne parcourent aucune des phases de la division. Une cellule glandulaire est au repos quand elle ne parcourt aucune des phases *visibles* de la sécrétion ou de l'excrétion.

Une cellule glandulaire au repos du ventricule chylifique de la larve de la *Ptychoptera contaminata* est toujours garnie d'un plateau du côté qui limite la cavité intestinale. Ce plateau est striée. Le protoplasme de la cellule est séparé de la base du plateau par une membrane continue très nette et très évidente. Les filaments du plateau s'insèrent sur cette membrane, et à leurs points d'insertion ils présentent un léger épaississement. Du côté opposé du plateau les filaments sont libres. La structure du plateau de ces cellules sécrétantes diffère donc assez bien de la constitution du plateau dans les cellules épithéliales du proventricule. Ici, en effet, nous avons vu que le plateau était une véritable cuticule, limitée par une membrane et du côté libre et du côté adhérent. Dans les cellules sécrétantes du ventricule chylifique, la membrane périphérique fait défaut, et les filaments constitutifs sont libres et indépendants les uns des autres sur toute leur longueur. Cette indépendance des filaments du plateau saute surtout aux yeux dans les cellules sécrétantes pourvues d'un plateau formé de filaments courts et épais, de véritables bâtonnets, comme cela existe dans les FIG. **68**, **76**, **78** et **93**. Ces bâtonnets placés dans les cellules à une certaine distance les uns des autres ne montrent à leur bout périphérique aucune trace de trabécule transversale ou de membrane périphérique. Quand les filaments du plateau sont longs et grêles, ils sont en même temps très serrés, et alors l'absence d'une membrane périphérique n'est pas toujours facile à constater. Mais dans ces conditions il arrive encore assez souvent que quelques filaments sont plus longs que les autres, et alors on s'assure aisément que la membrane fait défaut. C'est ce qu'on peut voir avec toute la netteté désirable sur les FIG. **75**, **76**, **79** et **92**.

Examiné à frais, sans addition d'aucun réactif, le plateau se présente tantôt comme une couche épaisse, homogène, très réfringente, tantôt comme formé de filaments indépendants gros, épais et réfringents, FIG. **127** et **128**.

Dans ses recherches sur l'intestin moyen des insectes, FRENZEL est arrivé à la même conclusion. Nous avons dit plus haut, en parlant des cellules à plateau du proventricule, que la plus grande divergence d'opinions

existe encore entre les auteurs concernant la structure, l'origine et la fonction du plateau. La plupart des auteurs le considèrent comme une cuticule ou membrane interne traversée de canalicules poreux. Pour FRENZEL, par contre, les stries sont dues à des filaments libres sur toute leur longueur; aussi propose-t-il de donner au plateau le nom de *Härchensaum*, et de désigner les cellules qui en sont pourvues sous le nom de *Härchensaumzellen*. Mais FRENZEL (1) va trop loin quand il dit que, d'après lui, tout plateau aurait la même structure, même le plateau des cellules épithéliales de l'intestin grêle des vertébrés; nous avons dit en effet que dans le proventricule la structure du plateau est différente, et nous verrons plus loin que les cellules absorbantes qui occupent la région moyenne du ventricule chylifique, possèdent aussi un plateau, différant à la fois et de celui des cellules sécrétantes et de celui des cellules du proventricule. Le plateau, à nos yeux, a partout la même fonction à remplir : protéger les cellules épithéliales contre les lésions du dehors. Cependant par sa structure il ne peut entraver la fonction de la cellule qu'il protège, aussi cette structure est-elle différente d'après la fonction de cette dernière. Un second point sur lequel nous différons de FRENZEL, c'est que, pour cet auteur, le plateau est toujours formé de filaments grêles et étroits, et que s'il se présente quelquefois comme formé de bâtonnets, ceux-ci ne sont qu'un faisceau de filaments plus grêles, agglutinés pendant la fixation. Nous ne voulons pas nier que les réactifs fixateurs ne puissent altérer un peu l'aspect ordinaire du plateau, ne puissent agglutiner les filaments en faisceaux plus ou moins épais, tel que cela existe dans la FIG. **17** du travail de FRENZEL. Mais quand le plateau ne présente que des bâtonnets de même longueur, de même épaisseur et placés à des distances régulières, comme cela existe dans nos FIG. **68**, **76**, **78** et **93**, nous admettons que ces bâtonnets eux-mêmes sont des éléments simples, les éléments constitutifs d'un plateau normal.

Nous venons de dire qu'aux points où les filaments du plateau s'insèrent sur la membrane qui les séparent du protoplasme cellulaire on trouve de légers épaississements. L'ensemble de ces épaississements donne à la membrane un aspect ponctué. En examinant attentivement la partie du protoplasme qui touche directement à cette membrane, il n'est pas difficile de voir que de chacun de ces épaississements part une trabécule qui s'enfonce dans

(1) FRENZEL : *Einiges über den Mitteldarm der Insekten...* etc.; Archiv f. mikr. Anat, Bd 26, 1886, p. 285 et 286.

le corps cellulaire pour se continuer directement avec le réseau protoplasmatique de la cellule glandulaire, nouvelle preuve en faveur de l'idée que nous avons émise plus haut, à savoir : que le plateau n'est pas un produit de sécrétion des cellules qui en sont pourvues, mais une simple différentiation du réticulum protoplasmatique. Cette différentiation est ici plus profonde encore que dans les cellules épithéliales du proventricule, puisque les filaments constitutifs sont libres.

Mais dans une larve normale, c'est-à-dire dans une larve qui ne se prépare pas encore à devenir chrysalide (1), les cellules glandulaires au repos n'existent qu'en très petit nombre. A côté de ces cellules au repos on trouve des cellules glandulaires dans toutes les phases de la sécrétion et de l'excrétion. Cette excrétion des produits élaborés ne se fait pas toujours de la même façon, cela dépend de la quantité de matière qui va quitter en une fois la cellule. D'une manière générale nous pouvons affirmer que cette excrétion ne se fait pas par un orifice préexistant, comme certains auteurs l'admettent pour les cellules caliciformes; en effet, le plateau recouvre d'une façon continue toute la face libre.

Ces cellules glandulaires en activité présentent les aspects les plus divers. Dans un grand nombre de ces cellules, le plateau a disparu et se trouve remplacé par une simple membrane nette et régulière. Une masse finement granuleuse en continuité directe avec le protoplasme a soulevé fortement la membrane sur toute la largeur de la cellule, et fait saillie dans la cavité intestinale, FIG. **75**, **76**, **77**, **79**, **85**, **86**, **87**, **88** et **89**. Dans nos FIG. **71**, **72**, **89** et **91** l'aspect est tout autre. Au lieu d'une vésicule unique, soulevant la membrane dépourvue de plateau, on trouve ici un certain nombre de vésicules plus petites, remplies toutes de la même matière granuleuse en continuité avec le protoplasme. Chacune d'elles est reliée à la masse protoplasmatique par une partie plus étroite en forme de col.

Ailleurs le plateau est conservé, au moins en partie; mais les filaments qui le constituent ont été écartés les uns des autres en un ou plusieurs endroits, et là, la membrane basale du plateau, soulevée par les produits à

(1) NOTE. Les premières modifications microscopiques, qui surviennent dans une larve à l'époque des métamorphoses, intéressent l'appareil digestif : l'intestin moyen, vide de matières alimentaires, devient plus court et ses parois paraissent transparentes. Si on examine cette paroi intestinale au microscope on trouve entre les cellules absorbantes une foule de petites cellules placées régulièrement à la file aux points de contact des cellules, FIG. **50**. Aussi longtemps donc que le médiintestin est gorgé de matières alimentaires et que sa paroi est granuleuse et opaque, on peut considérer la larve comme normale.

excréter, fait saillie au-dessus du bord libre de la cellule; tel est le cas pour les FIG, **66**, **67**, **68**, **70**, **71**, **73**, **74**, **75**, **77**, **78** et **90**. Si dans ces conditions la sécrétion est active, les parties saillantes de ces cellules glandulaires se gonflent, refoulent fortement les filaments du plateau, compriment ces filaments les uns contre les autres, de sorte qu'aux endroits où il est conservé le plateau apparaît comme une masse épaisse et homogène, FIG. **80**, **81**, **82** et **83**.

A côté de ces cellules, où les modifications dans l'aspect extérieur frappent directement les regards de l'observateur, on en trouve d'autres qui, au premier abord, paraissent des cellules glandulaires au repos, mais dans lesquelles un examen attentif permet de découvrir des modifications qui sont à leur début; il en est ainsi dans quelques cellules épithéliales des FIG. **90** et **92**. Ces modifications consistent simplement dans une ou deux petites saillies arrondies au-dessus du bord libre du plateau, FIG. **90**, ou dans un léger écartement des filaments constitutifs, FIG. **92**.

La première fois que nous avons rencontré dans nos coupes les cellules épithéliales ainsi modifiées, nous nous sommes demandé naturellement : cette structure est-elle normale; les saillies du protoplasme cellulaire au-dessus du niveau du plateau, l'absence du plateau dans ces cellules ne sont-elles pas des accidents de préparations déterminés par l'action des réactifs? En traitant le tube intestinal enlevé à l'animal vivant par les fixateurs les plus divers : alcool à 90°, alcool acétique, sublimé corrosif, solution alcoolique au sublimé, nous obtenions toujours les mêmes résultats. Et cependant nous n'avions pas tous nos apaisements.

Pour enlever l'appareil digestif nous fixions la larve par deux épingles au fond d'un vase à dissection rempli d'eau légèrement alcoolisée. La dissection est facile et rapide : il suffit d'un coup de scalpel pour fendre la larve sur toute sa longueur et pour mettre à nu, par le fait même, tout l'appareil digestif. Celui-ci est plongé directement dans une grande quantité du réactif fixateur. Mais, quelle que soit la rapidité avec laquelle on opère, le tube intestinal vient toujours en contact, pendant quelques secondes, avec l'eau alcoolisée; celle-ci à la rigueur, quoique à priori cela paraisse peu probable, pourrait produire des modifications dans les cellules épithéliales. Pour éliminer cette cause possible d'erreur, nous nous sommes contenté, à titre de contrôle, de couper rapidement la tête et la queue à nos larves étalées à sec sur un porte-objets. Le tube intestinal fait alors saillie aux extrémités du tronc et, comme il n'adhère nulle part intimement à la paroi

du corps, la moindre traction le rend libre. Il est alors plongé immédiatement dans l'alcool absolu, l'acide picrique, le sublimé corrosif en solution aqueuse saturée à froid, l'acide osmique à 1 o/o et le liquide de FLEMMING. Après coloration et enrobage à la paraffine, les cellules épithéliales présentaient les aspects décrits plus haut dans toutes nos coupes.

Enfin, pour écarter tout doute, nous avons eu recours à des matériaux examinés à frais, : un intestin moyen débarrassé des matières alimentaires par le processus indiqué plus loin, coupé rapidement suivant sa longueur et étalé sur un porte-objets, a été examiné directement au microscope sans addition d'aucun réactif. La plupart des cellules épithéliales se présentaient de face, mais sur les bords de la paroi un grand nombre de cellules se montraient de profil, et là, on pouvait constater en toute évidence que les vésicules que nous avons décrites dans les matériaux fixés, existent bien à l'état normal. Seulement au lieu d'être granuleuses, ces vésicules sont claires et transparentes, et les meilleurs objectifs n'y décèlent pas la moindre trace de structure.

Après avoir élucidé ce point important, il nous restait à rechercher la nature de ces cellules épithéliales, leur valeur physiologique. Cette question ne nous paraît pas difficile à résoudre. La première chose, dont l'évidence saute aux yeux quand on étudie ces cellules, c'est que ce sont des éléments glandulaires et que les vésicules, cristallines sur le vivant, granuleuses sur les matériaux fixés, qui sortent par la face libre de ces cellules, sont les produits de sécrétion sur le point d'être éliminés. En effet, à côté de ces masses granuleuses reliées au corps protoplasmatique par un col plus ou moins étroit, on trouve des masses identiques, libres dans la cavité intestinale, les unes entièrement sphériques, les autres pourvues encore d'un pédicelle de longueur variable, reste du col qui les unissaient à l'élément sécréteur.

Mais quel est, dans ces cellules glandulaires, le mécanisme de la sécrétion?

Comment une cellule gorgée des produits de sécrétion qu'elle a élaborés dans son sein, parvient-elle à s'en débarasser?

Cette question est très importante; depuis 1868, elle a exercé en vain la sagacité des histologistes et des physiologistes. L'étude de glandes aussi complexes et formées d'éléments aussi petits que le sont les glandes salivaires des mammifères ne peut conduire à la solution de ce problème. Nos moyens actuels d'investigation ont donné sous ce rapport tout ce qu'on

pouvait leur demander. Nous savons, depuis les expériences de HEIDENHAIN, qu'examinées avant et après la sécrétion, les cellules glandulaires présentent des modifications morphologiques intéressantes et profondes. Tellement que HEIDENHAIN, lorsqu'il compara pour la première fois une glande salivaire qui avait été le siège d'une sécrétion active avec une glande plus ou moins au repos, trouva entre les cellules de ces deux glandes des différences si prononcées qu'il se refusa à croire que ce n'étaient là que deux états différents d'une seule et même cellule. Aussi admit-il que les cellules granuleuses de la glande excitée étaient des cellules nouvelles, et que la sécrétion dans les glandes muqueuses en général consistait tout simplement dans l'expulsion des cellules glandulaires chargées des produits à excréter. Sa conviction à ce sujet était tellement profonde qu'il ne se posait même pas la question de savoir si les cellules glandulaires des acinis ne pouvaient pas être les cellules muqueuses transformées. Les glandes muqueuses rentraient donc pour lui dans ce groupe de glandes auquel RANVIER a donné tout récemment le nom de *glandes olocrines*. Cependant il a été prouvé clairement depuis, et HEIDENHAIN en a convenu lui-même, qu'une seule et même cellule glandulaire peut sécréter et excréter plusieurs fois sans se détruire, et que les cellules granuleuses que l'on trouve dans une glande soumise à une excitation directe ou indirecte, ne sont que les cellules muqueuses de la glande au repos débarrassées des produits de sécrétion. Les cellules des glandes muqueuses subissent donc des modifications profondes. Cependant ou ignore encore comment ces modifications se produisent, c'est-à-dire *comment* la cellule se débarrasse des produits sécrétés. L'hypothèse du mécanisme de la sécrétion formulée par HEIDENHAIN ne touche pas à ce point essentiel. Voici comment il s'exprime : « In der Ruhe bildet sich aus dem Protoplasma ein Umwandlungsproduct, welches zwar noch nicht der organische Secretbestandtheil, aber doch eine Vorstufe desselben ist. Deshalb ist die ausgeruhte Zelle arm an Protoplasma, verhältnissmässig reich an heller, nicht färbbarer Substanz. Während der Thätigkeit wird durch die Drüse eine Flüssigkeitsstrom geführt, gleichzeitig ein chemischer Process in den Zellen eingeleitet, der seinen Ausdruck sowohl in der Zusammensetzung des Secretes, als in der morphologischen Umgestaltung der Zellen findet.... Die chemischen Vorgänge in der erregten Zelle bestehen in Umsetzung des Absonderungsmaterials zu löslichen Absonderungsproducten einerseits, in Zunahme des Protoplasmagehaltes der Zellen andrerseits.... Die Sekretbestandtheile werden erst löslich gemacht,

um der Zelle entführt zu werden. Aber gleichzeitig regenerirt sich der Theil der Zelle, von welchem alle ihre Verrichtungen ausgehen, das Protoplasma, um während der Ruhe auf eigne Kosten neues Material für neue Absonderung bereit zu stellen (1) ».

C'est ainsi que les phénomènes se passeraient dans les glandes séreuses (Eiweissdrüsen). Il en est de même pour les glandes muqueuses avec cette différence que dans celles-ci les cellules se détruisent plus vite. Mais ces produits rendus solubles dans le corps protoplasmatique par le « Flüssigkeitstrom », comment quittent-ils les cellules glandulaires? Est-ce par simple osmose à travers la membrane? Ou bien une partie de la cellule tombe-t-elle dans la cavité glandulaire en entraînant avec elle les produits de sécrétion? C'est ce que Heidenhain ne nous dit pas.

Ne pouvant résoudre le problème du mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion par l'étude des glandes salivaires, les auteurs ont eu recours à des éléments plus simples, aux glandes unicellulaires abondamment répandues partout : les *cellules caliciformes* (Becherzellen de F. E. Schulze). Ici la question paraissait plus simple, puisque ces cellules sont pourvues d'un orifice préexistant (*stoma* des auteurs allemands) et que, de plus, certains tissus se prêtent très bien à l'examen de ces cellules à l'état vivant : telle la membrane retro-linguale de la grenouille (Ranvier), l'épiderme des embryons de truite (Merk), etc. Mais les résultats obtenus ne concordent pas du tout. Nous avons fait connaître dans l'introduction les diverses théories émises par F. E. Schulze, List, Biedermann, Merk et Paneth. Tout récemment Ranvier a fait du mécanisme de la sécrétion une étude expérimentale du plus haut intérêt (2).

Une étude comparée des glandes unicellulaires, des glandes utriculaires et des glandes acineuses muqueuses pures et mixtes, avant et après la sécrétion, lui a démontré que les modifications des cellules muqueuses sont identiques dans les diverses glandes. « Elles consistent dans la diminution plus ou moins marquée du mucigène, diminution qui peut aller jusqu'à disparition complète, dans l'accroissement du noyau, et l'augmentation du protoplasme qui l'entoure. Quelle que soit la place occupée par les cellules muqueuses ce sont toujours les mêmes modifications qu'on observe sous l'influence de l'excitation directe ou indirecte appliquée au nerf glandulaire ou d'une action toxique comme celle de la pilocarpine ».

(1) Heidenhain : *Physiologie der Absonderungsvorgänge*; Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. V, 1883, p. 62 et 63.

(2) Ranvier : *Le mécanisme de la sécrétion*; Journal de micrographie, t. XII, 1888.

Il a établi sa théorie du mécanisme de la sécrétion par l'étude approfondie des cellules mucipares de la membrane muqueuse qui recouvre le sac lymphatique rétro-lingual de la grenouille, examiné à l'état vivant. Ces cellules renferment deux espèces de vacuoles : des vacuoles de mucigène et des vacuoles occupées par de l'eau. Les vacuoles aqueuses ne se trouvent pas dans le mucigène, mais dans le protoplasme, soit dans le protoplasme du fond, soit dans celui des cloisons du réticulum de l'intérieur. Sur les cellules vivantes ces vacuoles aqueuses se déplacent, augmentent et diminuent de volume, apparaissent et disparaissent. Comment se fait dans ces cellules la sécrétion du mucus? La cellule muqueuse caliciforme sécrète deux sortes de produits : le mucigène et le liquide des vacuoles. « Quand survient une excitation sécrétoire par suite des mouvements qui lui sont imprimés ou sous l'influence d'une excitation, une vacuole arrive à la limite latérale d'une travée protoplasmatique et il se fait une confluence entre le mucigène et le liquide vacuolaire. C'est donc au sein de la cellule que se fait le mélange ou la combinaison du mucigène et de l'eau nécessaire pour former le mucus » (1).

Le mécanisme de la sécrétion est-il le même dans les glandes utriculaires muqueuses et acineuses muqueuses? Ranvier n'a pas encore fait d'observations à cet égard; mais il a étudié le mécanisme de la sécrétion dans des glandes *séreuses* : la sous-maxillaire et la rétro-linguale du rat. Après une heure ou une heure et demie, l'excitation électrique ou l'injection de 2 à 4 centigrammes de nitrate de pilocarpine détermine dans les cellules granuleuses de ces glandes la présence de vacuoles volumineuses en nombre considérable. La structure, les noyaux et la limite de ces cellules sont tellement changées qu'on croirait avoir affaire à un autre organe ou à une modification pathologique. Le mouvement vacuolaire dans ces cellules est très énergique; les vacuoles arrivent à la lumière glandulaire à travers le protoplasme, y crèvent et versent le produit de sécrétion dans le canal. Le liquide sécrété est de l'eau.

Les cellules épithéliales sécrétantes de l'intestin moyen de notre larve diffèrent énormément des cellules caliciformes. La différence la plus profonde, est celle de ne présenter aucun orifice préexistant par où les produits sécrétés puissent être éliminés. Sous ce rapport elles ressemblent donc aux cellules des glandes acineuses muqueuses, séreuses et mixtes. Ces cellules sont au contraire entourées de tous côtés par une membrane forte et

(1) Ranvier : Ibid., p. 365.

résistante; en outre, du côté libre de la cellule, cette membrane présente une différentiation cuticulaire assez intéressante : on y trouve un plateau, dont il faut tenir compte dans le mécanisme de la sécrétion. Ensuite le produit à éliminer n'est pas du mucus.

Comme la structure de la paroi intestinale ne permet pas d'étudier la sécrétion sur des éléments vivants, nous ne pouvons que comparer entre elles les différentes étapes de la sécrétion représentées dans nos figures et celles plus nombreuses encore, que nous avons rencontrées dans nos préparations.

Voici comment, à notre avis, les choses se passent dans ces cellules glandulaires.

Lorsque la cellule épithéliale au repos commence à sécréter, c'est-à-dire à élaborer dans son corps protoplasmatique les substances destinées à être déversées dans le canal intestinal, la tension intracellulaire doit augmenter, et cela en proportion de la quantité de matière élaborée. Ces cellules épithéliales, protégées latéralement par la tension des cellules voisines, et à leur base par la tunique propre et la double couche d'éléments musculaires, présentent une face libre du côté qui regarde la cavité intestinale. C'est de ce côté que la cellule cèdera à la tension interne. Là, en effet, nous ne trouvons que le plateau, et nous savons que, dans ces cellules, ce plateau ne peut offrir une bien grande résistance puisqu'il est formé exclusivement de filaments indépendants. La membrane basale du plateau résistera donc seule. Mais cette membrane elle-même présente des points faibles : épaisse aux endroits où s'insèrent sur elle les filaments du plateau, elle est beaucoup plus mince ailleurs. Si la tension interne de la cellule augmente, la cellule cèdera donc aux points faibles que présente sa face libre. A ces endroits la membrane cellulaire se soulève, cette partie soulevée glisse entre les filaments voisins du plateau qui sont écartés, et les produits élaborés viendront faire saillie au-dessus du bord libre du plateau, sous la forme d'une vésicule plus ou moins volumineuse, transparente et homogène sur des cellules vivantes, à contenu finement granuleux après l'action des réactifs fixateurs. Ce premier stade de la sécrétion est représenté dans un grand nombre de nos figures. Ainsi dans les FIG. **92** et **90** les cellules ont été fixées au début de la sécrétion : les filaments du plateau, légèrement écartés les uns des autres à plusieurs endroits, laissent passer par l'espace libre, la membrane basale du plateau soulevée par les produits élaborés. Si les produits à excréter s'élaborent lentement, ils peuvent passer tous dans la même vésicule saillante; celle-ci se gonfle de plus en plus, la partie étranglée qui traverse le plateau, devient relativement de plus en plus grêle et

finira par se rompre par étranglement. En même temps donc que la cellule se referme, la vésicule cristalline renfermant les produits de sécrétion devient libre et peut se mélanger aux substances alimentaires. Cette vésicule est pyriforme au début, FIG. **77**, mais la partie effilée qui la reliait primitivement au corps cellulaire rentre bientôt dans la masse commune, et la vésicule devient sphérique, FIG. **86**. A ce moment la cellule épithéliale a sécrété, elle a excrété les produits élaborés et repris l'aspect d'une cellule glandulaire au repos, capable de recommencer encore plusieurs fois le même processus. Les FIG. **66**, **67**, **69**, **70**, **74**, **75** et **90** représentent sous les aspects les plus divers les différents stades de ce mode de sécrétion. Dans la FIG. **67** les vésicules qui vont se détacher de la cellule épithéliale présentent un volume variable; petites et ne dépassant pas les limites du plateau dans la cellule de droite, elles sont plus riches en produits élaborés dans les cellules du milieu, volumineuses et sur le point de devenir libres dans les cellules voisines. Dans les FIG. **69** et **70**, au contraire, les différentes vésicules ont presque toutes le même volume. Une vésicule devenue libre, FIG. **77**, présente du côté du revêtement épithélial une partie effilée, reste du pédicule qui la reliait à la cellule glandulaire.

Ce mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion se comprend facilement, si l'on se rappelle que les produits à éliminer ne sont pas des produits solides, et qu'ils ne se présentent pas sous la forme granuleuse qui existe dans nos figures. Ces produits sont liquides. Sur le vivant, en effet, toutes ces vésicules se présentent comme des masses homogènes, claires et transparentes.

Lorsque l'élaboration de la substance à excréter est plus active, le mécanisme de la sécrétion se modifie. La membrane basale du plateau peut alors être soulevée sur plusieurs points à la fois; au lieu d'une vésicule unique faisant saillie dans la cavité intestinale, chaque cellule peut en présenter un grand nombre, plus ou moins volumineuses. Si toutes restent petites et se détachent rapidement de la cellule glandulaire, les filaments du plateau sont simplement écartés les uns des autres, à différents endroits de la face libre, comme cela existe dans la FIG. **70**. Au contraire, lorsque les différentes vésicules d'une même cellule deviennent plus volumineuses, les filaments du plateau sont comprimés et serrés les uns contre les autres dans les espaces restés libres entre ces vésicules, et les parties conservées du plateau paraissent homogènes, FIG. **69**.

Ces vésicules peuvent même être tellement nombreuses pour une seule et même cellule qu'elles occupent toute la face libre; toute trace de plateau a alors disparu : témoins les FIG. **71** et **72**.

Ou bien encore, la vésicule, primitivement unique, se renfle non seulement dans sa partie libre, mais aussi au niveau de sa partie adhérente; la partie étranglée où le col disparaît alors complétement et le contenu granuleux de la vésicule est partout largement en contact avec le protoplasme-mère. Cette vésicule peut n'occuper qu'une partie très limitée de la face libre de la cellule, comme dans notre FIG. **68**; s'étendre sur une surface beaucoup plus grande, comme dans nos FIG. **73**, **77** et **78**, où l'on ne trouve plus que des restes insignifiants du plateau, ou, enfin, toute la membrane basale peut se soulever en une fois et former dans la cavité intestinale une saillie aussi large que la cellule elle-même. La FIG. **83** montre le commencement de ce mode de sécrétion. Il est excessivement fréquent et il arrive très souvent que, sur une certaine étendue de la paroi intestinale, la plupart des cellules épithéliales sont ainsi surmontées de vésicules volumineuses. Il en était ainsi pour les tubes intestinaux, où nous avons pris les dessins des FIG. **75**, **76**, **79**, **80**, **85**, **86**, **87**, **88** et **89**. Dans les FIG. **85**, **86** et **87** surtout, on voit de la manière la plus évidente que la membrane soulevée est bien la membrane cellulaire, se continuant directement avec les membranes latérales.

Les produits de sécrétion accumulés dans ces vésicules ne peuvent devenir libres par l'étranglement de la membrane, comme nous l'avons dit plus haut. Ici le mécanisme de l'excrétion est tout autre. Il se forme dans ces cellules, à la limite des produits de sécrétion et du protoplasme-mère, et aux dépens de ce dernier, une nouvelle membrane, comme cela est indiqué dans la FIG. **73**, et dans les FIG. **75**, **76**, **77** et **78** où ces membranes sont plus développées. Cette membrane sépare complétement les produits à éliminer du protoplasme cellulaire.

Il est difficile de dire avec certitude comment les substances renfermées dans ces vésicules deviennent libres, puisqu'il est impossible de suivre le mécanisme de cette excrétion sur des cellules vivantes. L'étude attentive des différents stades peut seule nous aider à reconstituer la marche du processus. Ce qui est certain, c'est que, dans ces cellules, les vésicules ne deviennent pas libres. Des images, telles que celles représentées dans nos FIG. **75**, **76** et **78** nous montrent au contraire que la membrane de ces vésicules finit par se rompre, pour déverser ainsi les produits de sécrétion dans la cavité intestinale.

On se demanderait volontiers comment se fait la rupture de la membrane vésiculaire. Résulte-t-elle d'une augmentation de la tension interne? ou bien les substances renfermées dans la vésicule digèrent-elles la membrane, à certaines places du moins? Il est difficile de se prononcer à cet égard. La rupture de la membrane se fait à un point quelconque de la surface libre; tantôt tout près du protoplasme de la cellule épithéliale, FIG. **76** et **78**, tantôt au sommet de la vésicule, FIG. **75**. Une fois la membrane rompue, les produits de sécrétion, libres dans le médiintestin, s'écartent des cellules glandulaires qui les ont élaborés. Mais, au niveau de la face libre de ces cellules, on trouve encore très souvent des restes de la membrane vésiculaire, adhérant au corps cellulaire. Ce sont ces restes qui donnent au bord libre des cellules épithéliales l'aspect festonné, rendu dans la FIG. **94**.

Nous l'avons dit plus haut, lorsque l'excrétion des produits se fait par étranglement de la vésicule qui les renferme, la cellule reprend de suite l'aspect d'une cellule glandulaire au repos, et peut recommencer une nouvelle sécrétion. Une cellule glandulaire du médiintestin de la larve de la *Ptychoptera contaminata* peut donc sécréter plus d'une fois sans se détruire. Mais quand, par suite d'une sécrétion active et abondante, l'excrétion des produits à éliminer a amené une destruction partielle ou totale du plateau, faut-il absolument que cette cellule dépourvue de plateau retourne *au repos*, c'est-à-dire reforme son plateau avant de pouvoir sécréter une seconde fois? Question importante, s'il en fût. Sa solution jetterait une vive lumière sur les fonctions du plateau, et surtout sur le rôle qu'il faudra lui attribuer dans le mécanisme de la sécrétion. Si une cellule dépourvue de plateau, par suite d'une sécrétion antérieure, doit absolument reconstituer un nouveau plateau avant de pouvoir procéder à une sécrétion nouvelle, il faut admettre que le plateau est nécessaire à cette cellule pour exercer sa fonction spéciale et qu'il joue un rôle important dans le mécanisme de la sécrétion. Si, au contraire, une cellule dépourvue de plateau peut sécréter et excréter comme une cellule glandulaire au repos, il s'en suit tout naturellement que le plateau est sans importance aucune pour la fonction de sécrétion.

Pour résoudre cette question on ne peut pas avoir recours à des cellules en sécrétion active, dans lesquelles l'excrétion se fait à la fois sur toute l'étendue de la face libre, comme le sont, par exemple, les cellules représentées dans nos FIG. **71** et **72**. Car, si dans ces cellules le plateau n'existait plus au moment où elles ont été fixées, il a pu exister au com-

mencement de la sécrétion, et a pu être utile et même nécessaire à cette sécrétion commençante. Il faut s'efforcer de trouver des cellules dans lesquelles une sécrétion lente a succédé à une sécrétion active et abondante, ayant amené la disparition complète du plateau. Ces cellules ne sont pas rares. Nous en avons représenté quelques-unes dans la FIG. **84**. Elles ont été prises dans le revêtement épithélial, tout juste au-dessus du point où la couronne de glandes tubuleuses débouche dans la cavité intestinale. Toutes ces cellules sont dépourvues de plateau, et cependant ces cellules sécrètent; la membrane qui les limite du côté de la cavité intestinale est soulevée en plusieurs endroits par les produits de sécrétion, et ces vésicules naissantes sont identiques à celles que l'on trouve entre les filaments du plateau dans nos FIG. **67**, **69** et **70**.

Supposons maintenant que dans ces cellules dégarnies de plateau la sécrétion devienne active et abondante. Il est clair qu'alors la membrane serait soulevée en une fois, sur toute la largeur de la cellule, sous l'impulsion de la tension intracellulaire, et une vésicule large et volumineuse ferait saillie dans la cavité intestinale, absolument comme dans nos FIG. **75**, **76**, **79**, **80**, **86**, **87**, **88** et **89**. C'est même de cette façon, croyons-nous, qu'il faut expliquer l'absence de toute trace de plateau dans ces figures. Quand ces cellules étaient au repos, elles possédaient un plateau comme toutes les cellules du revêtement épithélial; ce plateau a été détruit d'une façon quelconque par une ou plusieurs sécrétions antérieures, et la sécrétion que nous avons actuellement sous les yeux s'est faite malgré l'absence totale de plateau.

Il n'est donc pas nécessaire qu'une cellule glandulaire, après une phase d'activité plus ou moins grande, qui a abouti à la production et à l'expulsion de certaines substances nécessaires à la digestion, retourne au repos et reprenne l'aspect d'une cellule sécrétante inactive. Au contraire, dès que les produits élaborés ont été excrétés, c'est-à-dire dès que la cellule s'est refermée à sa face libre soit par étranglement, soit par formation d'une nouvelle membrane, cette cellule peut recommencer son travail de sécrétion. Il suit de là que le plateau de ces cellules épithéliales *au repos*, n'est pas un élément essentiel à sa fonction de sécrétion; en effet, il fait défaut précisément aux moments où la cellule exerce sa fonction spéciale, et ne reparaît que quand cette fonction de sécrétion est momentanément suspendue. Quand nous étudierons un peu plus loin le mécanisme de la sécrétion dans

les glandes tubuleuses, nous verrons que le plateau de ces cellules glandulaires se comporte de la même façon pendant la sécrétion. Nous y verrons, plus distinctement encore que dans les cellules du médiintestin, que le plateau ne joue aucun rôle dans la fonction de sécrétion, puisqu'il est entraîné directement avec les vésicules renfermant les produits élaborés. Le plateau dans les cellules sécrétantes de notre larve semble donc se comporter tout autrement que dans les cellules glandulaires de l'estomac et du rein de quelques batraciens, quelques reptiles et certains rongeurs (souris et lapin), malgré l'identité de structure. S'il faut en croire, en effet, les observations de Tornier, le plateau manquerait dans ces cellules glandulaires au repos pour apparaître pendant leur activité sécrétante : « Das interessanteste an diesen Besätzen der Zellen, dit-il (1), ist der Umstand, dass sie nur während der Thätigkeit der Drüsen vorhanden sind, in der Ruhe aber stets fehlen ». Et plus loin : « Was bedeuten nun die Bürstenbesätze? Unzweifelhaft hängen sie functionell mit der Secretion zusammen, denn mit ihr erscheinen und verschwinden sie, und zwar ebenso nach Pilocarpininjection, wie nach der natürlichen Reizung durch Nahrung ». Aussi, tire-t-il la conclusion suivante : « es hängen die Bürstenbesätze mit der Secretionsthätigkeit zusammen ».

Il faut remarquer que, dans les organes étudiés par Tornier, les cellules glandulaires sont des éléments excessivement petits, dans lesquels les modifications dues à la sécrétion doivent être relativement assez faibles et difficiles à constater. C'est ainsi qu'entre les fig. 1 et 2 de Tornier, représentant des cellules glandulaires en activité, et ses fig. 5 et 6 qui donnent l'aspect de ces mêmes éléments au repos, la seule différence appréciable dans le corps cellulaire consiste précisément dans l'absence ou la présence du plateau. D'ailleurs, ainsi que nous l'avons montré pour les cellules glandulaires de notre larve, le plateau peut persister même pendant l'activité sécrétante, si l'excrétion des produits à éliminer se fait lentement et progressivement, tout comme il peut manquer dans une cellule au repos pendant les premiers temps qui suivent une sécrétion abondante. Les cellules glandulaires étudiées par Tornier appartiennent d'ailleurs à des organes qui sont presque toujours en activité : dans le rein la sécrétion est continue et, pour les glandes de l'estomac des amphibies et des reptiles, Tornier lui-même fait remarquer que la digestion y dure très longtemps : quatre

(1) Tornier : loc. cit., p. 184.

jours après l'alimentation, l'estomac renferme encore une grande partie des aliments introduits. Chez des animaux vivant en liberté, la sécrétion des cellules glandulaires de l'estomac peut donc être regardée aussi comme continue. Aussi, chose étrange! jusqu'en 1886, tous les auteurs qui ont étudié la structure des glandes de l'estomac n'ont pas vu le plateau découvert par Heidenhain et décrit par Tornier. Loin de nous cependant l'idée de contester à priori l'existence d'un plateau dans les cellules glandulaires de l'estomac chez les batraciens et les reptiles. Appuyé sur les observations positives de Heidenhain et de Tornier, nous croyons que ce plateau y existe; mais nous doutons du rôle que ce plateau serait appelé à remplir dans le mécanisme de la sécrétion. Ce qui semble prouver que nos doutes à cet égard sont fondés, c'est que tout récemment Lorenz (1) a recherché la fonction du plateau dans les cellules glandulaires du rein normal et pathologique. A l'état normal le plateau existe, mais sa hauteur est variable. Dans un grand nombre de reins pathologiques le plateau fait défaut, et cette disparition du plateau s'observe précisément dans les reins où les cellules glandulaires sont le siège d'une sécrétion abondante, tellement abondante que, contrairement à ce qui se passe dans un rein normal, les substances albuminoïdes passent dans les urines. Remarquons aussi que cette sécrétion active des cellules rénales est accompagnée des mêmes modifications physiques que celles que nous avons décrites pour les cellules du médiintestin de notre larve. Il suffit pour s'en convaincre, de comparer les figures qui accompagnent le travail de Lorenz avec les nôtres. S'il est vrai que les phénomènes pathologiques ne sont qu'une exagération des phénomènes physiologiques, nous trouvons dans les observations de Lorenz une confirmation éclatante des nôtres. Il y a cependant un point dans le travail de Lorenz au sujet duquel nous ne pouvons accepter sa manière de voir. Contrairement à Nussbaum, Lebedeff, Marchand, Tornier et Walther Kruse, qui considèrent le plateau des cellules rénales des tubes contournés comme de nature transitoire (2), Lorenz admet « das constante nicht nur zeitweilige Vorhandensein desselben an den normalen Secretionszellen. » Si Lorenz n'étend cette proposition qu'aux cellules rénales, nous ne trouvons rien à y redire, n'ayant pas fait à ce sujet des observations personnelles : la sécrétion normale dans ces cellules rénales

(1) Lorenz : loc. cit..

(2) Voir le travail de Lorenz, p. 412.

pouvant très bien se faire entre les filaments du plateau sans entraîner à sa suite la destruction partielle ou totale de ce dernier. Si, au contraire, LORENZ étend ses vues à toute cellule sécrétante, nous devons les combattre, car nos observations sur les cellules glandulaires chez la larve de la *Ptychoptera contaminata* les contredisent.

La conclusion du travail de LORENZ est la suivante : le plateau des cellules épithéliales dans les tubes contournés du rein des mammifères ne prend aucune part à la sécrétion spécifique de ses cellules; il admet avec FRENZEL que le plateau a pour toute fonction de protéger les cellules qui en sont garnies. Cette conclusion est aussi la nôtre. Il y a cependant une différence assez grande entre LORENZ et nous, quant à la façon dont ce plateau protège les cellules sécrétantes. Pour LORENZ, en effet, le plateau aurait pour fonction d'empêcher les matières albuminoïdes du corps cellulaire d'être entraînées au dehors avec les substances normales sécrétées dans ces cellules par l'urine; le plateau empêcherait donc la cellule de se détruire elle-même (1). Pour nous, au contraire, le plateau est un appareil de protection qui garantit la cellule contre les lésions du dehors : matières alimentaires dans un tube intestinal, produits de sécrétion dans une glande. C'est ainsi également que l'entend FRENZEL.

Le plateau n'est donc qu'une forme spéciale de cuticule destinée à protéger les cellules qui en sont pourvues contre les lésions du dehors. Lors d'une sécrétion active et abondante, le plateau n'est plus nécessaire et peut disparaître momentanément, parce que les produits éliminés protègent suffisamment le protoplasme cellulaire. Pendant le repos, cette cuticule revient; elle se reforme insensiblement aux dépens de la partie organisée de la cellule : le réticulum protoplasmique. C'est à cette reconstruction, plus ou moins rapide et plus ou moins avancée du plateau après la sécrétion, qu'il faut attribuer les différences qui peuvent exister entre les plateaux de cellules voisines, quant à la longueur des filaments constitutifs. Cette cuticule a une structure spéciale, différente de celle que l'on trouve, par exemple, dans le proventricule, précisément à cause de la fonction spéciale de ces cellules. Le mécanisme de la sécrétion, tel que nous venons de l'exposer, montre clairement que cette cuticule ne constitue aucun obstacle à la fonction sécrétante de la cellule épithéliale.

Mais ces cellules glandulaires peuvent-elles sécréter indéfiniment? ne se détruisent-elles jamais?

(1) LORENZ : loc. cit, p. 416.

Dans la description que nous avons faite plus haut d'une coupe transversale ou longitudinale des régions du médiintestin occupées par ces cellules sécrétantes, nous avons dit que le revêtement épithélial était formé exclusivement de cellules cylindriques. Cette description n'est pas tout à fait conforme à la réalité. Entre ces cellules glandulaires, en effet, et reposant directement sur la tunique propre, on trouve une seconde espèce de cellules excessivement petites. Elles apparaissent à la base de l'épithélium, entre deux cellules voisines, sous forme de noyaux excessivement petits, pauvres en nucléine; le plus souvent on n'y trouve qu'un nucléole. On rencontre souvent ces noyaux réunis par deux ou trois. Chacun d'eux s'entoure bientôt d'une petite partie de protoplasme, limitée par une membrane. Ces cellules s'engagent alors comme un coin entre les cellules épithéliales voisines, en devenant de plus en plus volumineuses. Elles sont destinées à remplacer celles des cellules épithéliales de l'intestin moyen qui se détruisent pendant la sécrétion. Voici comment se fait cette destruction. Nous avons vu plus haut que, quand le travail de sécrétion est actif, toute la membrane cellulaire se soulève pour former une vésicule volumineuse renfermant les produits à élaborer. Dans ces conditions il n'est pas rare de voir le noyau de la cellule entraîné avec les produits à excréter dans la vésicule saillante, et tomber avec elle dans la cavité intestinale. Ce processus est indiqué nettement dans nos FIG. **81**, **87**, **88** et **89**. En outre, dans la FIG. **86**, on voit une vésicule pourvue d'un noyau libre dans la cavité intestinale.

La partie protoplasmatique de la cellule dépourvue de noyau qui reste adhérente à la tunique propre est destinée à disparaître. Les expériences instituées par NUSSBAUM ont, en effet, prouvé que le noyau est nécessaire à la vie de la cellule. Il nous a été impossible de constater comment se fait cette destruction. Probablement que ce reste de protoplasme est rejeté dans la cavité intestinale par suite de la pression des cellules voisines et de celle des petites cellules qui sont destinées à venir prendre sa place. Les cellules glandulaires du médiintestin de notre larve ne sont donc pas des éléments permanents, mais des cellules transitoires qui se détruisent et disparaissent, après avoir sécrété, pendant un temps plus ou moins long. Sous ce rapport, ces cellules épithéliales ressemblent aux cellules des glandes muqueuses et séreuses des animaux supérieurs.

Il serait intéressant de connaître l'origine des noyaux que l'on trouve appliqués contre la tunique propre. Nous pouvons affirmer qu'ils ne proviennent pas par division des noyaux des cellules glandulaires elles-mêmes.

Malgré les recherches les plus minutieuses, nous n'avons jamais observé même une trace de division dans les noyaux du revêtement épithélial. D'ailleurs, les noyaux expulsés avec les produits de sécrétion se retrouvent dans la cavité intestinale tels qu'ils existaient dans les cellules glandulaires. Pour expliquer l'origine de ces noyaux, une seule hypothèse paraît possible : ces noyaux existent toujours à la base du revêtement épithélial. Celui-ci, au lieu d'être un épithélium cylindrique simple, serait donc formé de deux assises de cellules : une couche profonde formée de cellules excessivement petites, souvent réduites au seul noyau, et une couche superficielle d'éléments épithéliaux parfaitement développés et ayant acquis une fonction spéciale : les cellules glandulaires. La première de ces couches serait alors considérée comme une rangée de cellules-mères, une couche *germinative* comme l'appelle Balbiani, destinée à produire, par division préalable de ces noyaux, les cellules qui doivent remplacer les éléments glandulaires détruits. Cette division se ferait par cinèse dans l'intestin moyen des *Cryptops*, d'après Balbiani. En 1882, Frenzel a décrit et figuré la division par cinèse dans la larve du *Tenebris molitor* (1). Dans ses recherches sur le tube digestif des crustacés, parues en 1885, il figure la même division cinétique dans l'intestin moyen de la *Phronima* (2), tout en admettant la division par sténose pour la régénération de l'épithélium dans le médiintestin des crustacés. Dans un travail ultérieur, cependant, Frenzel déclare que le noyau figuré par lui en 1882 chez le *Tenebris molitor* comme étant en cinèse, est un noyau au repos, et que les couronnes polaires « als zwei senkrecht stehende Kernkrystallen zu betrachten sind (!) (3). » Aussi, donne-t-il comme loi chez les *insectes* que la division des *cellules épithéliales* se fait par *sténose*. Les choses se passent-elles de même dans la larve de la *Ptychoptera contaminata?* Nous l'ignorons absolument. Nous devons cependant faire remarquer que ces petites cellules, loin de former une couche continue, se trouvent éparpillées entre les cellules glandulaires, et que nous n'y avons jamais observé une trace de division.

Dans l'étude que nous venons de faire du mécanisme de la sécrétion dans les cellules épithéliales glandulaires du médiintestin de la larve de la

(1) Frenzel : loc. cit., fig. 1, p. 20.

(2) Frenzel : *Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885, p. 176, fig. 38.

(3) Frenzel : *Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, p. 293.

Ptychoptera contaminata, nous ne nous sommes occupé que des modifications qui intéressent le protoplasme cellulaire. Nous n'avons parlé du noyau que pour constater un fait assez important : c'est que de temps en temps le noyau est entraîné en dehors de la cellule avec les produits éliminés. Ce noyau n'intervient-il pas dans la sécrétion ; ne prend-t-il pas une part active dans l'élaboration des produits à excréter?

C'est là une question d'une haute importance et qui, dans ces derniers temps, a reçu des solutions bien diverses. La plupart des auteurs ont observé des modifications dans le noyau pendant la sécrétion. C'est ainsi que Heidenhain (1) et ses élèves ont constaté depuis longtemps que dans les glandes salivaires au repos, c'est-à-dire en train d'élaborer dans le protoplasme des cellules glandulaires les produits à excréter, les noyaux sont déformés, aplatis, à contours irréguliers; tandis qu'il sont volumineux, arrondis, pourvus d'un ou de plusieurs nucléoles dans les glandes qui ont excrété. Hebold (2) a observé des modifications analogues dans les glandes de l'oviducte chez les amphibiens. Dans les glandes muqueuses en activité de la vessie chez la grenouille et le crapaud, Schiefferdecker (3) a signalé des modifications dans la position et la forme du noyau et dans ses réactions vis-à-vis des matières colorantes. Schmidt (4) et Hermann (5) ont trouvé aussi des modifications très sensibles entre les noyaux d'une glande au repos et ceux d'une glande active. Ces modifications ont été interprétées différemment. Nussbaum (6) et Hebold n'y attachent aucune importance; pour eux, ces modifications du noyau sont *passives*, produites par l'accumulation dans le protoplasme cellulaire des produits sécrétés. Hermann réclame pour le noyau une part active dans la fonction de sécrétion; les modifications physiques et chimiques du noyau, pendant l'activité glandulaire, démontrent à ses yeux une participation *active* à la fonction sécrétante de la cellule. D'un autre côté, List (7), qui a étudié les cellules caliciformes

(1) Heidenhain : *Physiologie der Absonderungsvorgänge*, dans Hermann's Handbuch der Physiologie, Leipzig, 1883.

(2) Hebold : *Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen*; Inaugur. Diss., Bonn, 1879.

(3) Schiefferdecker : loc. cit.

(4) Schmidt : *Ueber Kernveränderung in den Secretionszellen*; Inaug. Diss., Breslau, 1882 (cité d'après Korschelt).

(5) Hermann : *Ueber regressive Metamorphosen des Zellkerns*; Anat. Anz., Bd. 3, 1888, p. 58-62.

(6) Nussbaum : *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882, p. 338.

(7) List : *Ueber Becherzellen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.

dans un grand nombre d'animaux, n'a jamais observé la moindre modification dans l'aspect extérieur et les réactions des noyaux, bien que son attention eut été attirée tout spécialement sur ce point par les travaux de Schiefferdecker. Longtemps avant lui, Biedermann (1) avait fait les mêmes observations sur les cellules glandulaires de la membrane clignotante et de la langue de la grenouille, et Merk (2), qui a étudié la sécrétion sur des cellules vivantes, n'a vu aucun changement se produire dans les noyaux. Dans un travail tout récent, entièrement consacré à l'étude de la morphologie et de la physiologie du noyau, Korschelt (3) revendique aussi pour le noyau une part active dans les principales fonctions de la cellule, et notamment pour les fonctions de sécrétion et d'absorption, et il apporte à l'appui de sa thèse, des observations nombreuses et qui méritent considération.

En possession d'un objet d'étude aussi précieux pour le mécanisme de la sécrétion que l'est le revêtement épithélial de l'intestin moyen de notre larve, nous avons examiné avec une attention toute spéciale l'état du noyau dans les différentes cellules sécrétantes. Ce noyau s'est montré partout le même. Dans toutes les cellules glandulaires le noyau, relativement volumineux, a même forme et même structure. Nettement sphérique, il est limité par une membrane régulière et assez épaisse et renferme, à côté d'un nucléole volumineux et un peu irrégulier de contours, un grand nombre de granulations chromatiques appliquées le plus souvent à la face interne de la membrane nucléaire. Quand le noyau a été entraîné dans la cavité intestinale avec les produits de sécrétion, il possède encore, dans ces vésicules libres, la même forme et la même structure et il se comporte vis-à-vis des réactifs colorants absolument comme le noyau d'une cellule glandulaire au repos.

De ces faits nous croyons pouvoir conclure que, dans les cellules épithéliales glandulaires du médiintestin de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, le noyau n'intervient pas activement dans le mécanisme de la sécrétion.

Une question que le lecteur se posera sans aucun doute, et que nous nous sommes posée souvent pendant ces recherches, est celle de la nature des

(1) Biedermann : loc. cit..

(2) Merk : loc. cit..

(3) Korschelt : *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes*; Separatabdruck aus den Zoologischen Jahrbüchern. Abth. für Anatomie und Ontogenie d. Thiere. Bd. IV, 1889, p. 91 et suivantes.

produits élaborés et excrétés par les cellules glandulaires. A priori on peut affirmer, sans crainte de se tromper, que les substances déversées dans le canal intestinal, et qui vont s'y mêler aux matières alimentaires, sont destinées à faire subir à celles-ci des modifications physiques et chimiques propres à les rendre directement assimilables par les cellules. Ces substances, produites par les cellules glandulaires, représentent donc, dans le tube intestinal de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, les différents sucs digestifs que l'on rencontre dans le canal alimentaire des animaux supérieurs et dont la constitution chimique et les réactions sont parfaitement connues. Nous n'avons pas eu les loisirs nécessaires pour faire dans cette direction des recherches et des expériences spéciales. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que ces substances sont déversées dans le canal intestinal à l'état soluble, puisque, sur une paroi intestinale examinée à frais, les vésicules qui renferment les produits de sécrétion sont claires et transparentes. De plus, ce liquide éliminé est riche en substances albuminoïdes, puisque les réactifs coagulants y déterminent un précipité finement granuleux. Nous n'ignorons pas que, d'après les recherches si intéressantes de Nussbaum (1), l'acide osmique constituerait un réactif précieux pour rechercher dans les éléments glandulaires la présence des ferments. Ce savant prétend que, dans toutes les glandes dont les produits de sécrétion possèdent une action zymotique sur les matières alimentaires, il a pu trouver des cellules se colorant plus ou moins en noir par l'acide osmique, d'après leur richesse momentanée en ferments, tandis que les glandes qui sécrètent un produit dépourvu de toute action digestive étaient insensibles à l'action du même acide. Mais ces observations demandent à être confirmées. Nous avons bien souvent employé l'acide osmique à 1 o/o comme fixateur de l'intestin moyen de notre larve. Dans nos coupes, le plus grand nombre des cellules épithéliales avaient une teinte brune uniforme de même que les éléments de la couche musculaire, et cela aussi bien dans les cellules au repos que dans les éléments glandulaires en pleine activité et dans les vésicules libres de la cavité intestinale. Il en était toujours de même pour les cellules des glandes tubuleuses. Devons-nous en conclure que ces cellules ne renfermaient pas de ferments? A côté des cellules, dans lesquelles l'acide osmique ne révélait la présence d'aucune substance spéciale, il s'en trouvait d'autres, moins nombreuses, dont le pro-

(1) Nussbaum : Loc. cit..

toplasme s'était coloré intensément sur une étendue plus ou moins grande. Mais la partie du corps cellulaire colorée par l'acide osmique n'est pas celle qui est occupée par les produits de sécrétion. Bien au contraire. Les substances sensibles à l'acide osmique apparaissent d'abord dans la partie basale de la cellule, de là elles envahissent insensiblement tout le protoplasme; il est excessivement rare de les rencontrer comme produits de sécrétion dans les vésicules libres. Seraient-ce là des cellules produisant les ferments, et devrions-nous considérer les cellules voisines comme sécrétant d'autres substances nécessaires à la digestion? Nos recherches ne nous permettent pas encore de répondre définitivement à cette question.

Des modifications morphologiques dans les cellules glandulaires, analogues à celles qui caractérisent la sécrétion dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen de la larve, n'ont pas encore été décrites, au moins à notre connaissance. Nous avons parcouru une grande partie des nombreux travaux publiés, surtout dans ces derniers temps, sur la sécrétion et nous n'avons trouvé nulle part la description d'un pareil processus. Il n'y a que les quelques figures qui accompagnent le travail de NISSEN (1) sur la sécrétion dans les glandes mammaires qui rappellent plus ou moins un processus semblable. Dans ces cellules glandulaires, comme dans nos cellules sécrétantes, les produits de sécrétion élaborés dans le cytoplasme font saillie dans la cavité glandulaire en repoussant devant eux la membrane cellulaire, et, au moment de l'excrétion, la vésicule ainsi produite se sépare par étranglement (FIG. 4 du travail de NISSEN) et tombe dans la cavité glandulaire. Très souvent aussi le noyau est entraîné avec les substances sécrétées, et on peut le retrouver dans la cavité glandulaire soit libre, soit entouré encore par les produits éliminés, FIG. 1 et 2 de NISSEN. Mais ces cellules des glandes mammaires diffèrent des cellules sécrétantes de notre larve et par l'absence constante d'un plateau, et par la présence fréquente dans une même cellule épithéliale de deux ou trois noyaux préexistants, FIG. 1, 4 et 5 du même travail. (2)

Nous pensons cependant que le mécanisme de la sécrétion, tel que nous l'avons décrit, doit être assez fréquent, au moins si nous en jugeons

(1) NISSEN : *Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung*; Archiv. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, p. 357—392.

(2) M. GILSON, qui vient d'annoncer dans ce fascicule même une série de recherches sur les diverses sécrétions, nous dit avoir constaté dans différents objets les mêmes phénomènes que nous; plusieurs de ses figures ressemblent beaucoup aux nôtres.

par ce que nous avons vu jusqu'ici dans le tube digestif de la larve de mouche.

Ce qui confirme également nos observations sur les cellules épithéliales glandulaires du médiintestin de notre larve, ce sont les phénomènes qui accompagnent la sécrétion dans les cellules épithéliales des huit petites glandes tubuleuses annexes du ventricule chylifique dans la même larve.

Ainsi que nous l'avons dit en donnant la description macroscopique de l'appareil digestif, des glandes tubuleuses, au nombre de huit, viennent s'ouvrir dans l'intestin moyen à environ un centimètre en arrière de la valvule proventriculaire, FIG. **1**, *gt*. Ces glandes forment une petite couronne de 3 à 4 mm. de longueur. Leurs contours sont un peu irréguliers, parce que chacune d'elles est formée d'un tube droit présentant quelques petits diverticulums en cul-de-sac. La paroi de ces glandes se continue directement avec celle de l'intestin moyen. Comme celle-ci, elle est formée de trois couches : une mince lamelle conjonctive, continuation directe de la tunique propre de la paroi intestinale, sur laquelle reposent les cellules épithéliales qui tapissent la cavité glandulaire, et une mince couche musculaire dépendant de la tunique contractile du ventricule chylifique. Les cellules épithéliales seules nous intéressent pour le moment.

Ces cellules glandulaires sont grandes, mais peu épaisses, FIG. **97** et **103**. Elles ont un petit noyau riche en nucléine. Celle-ci se présente sous la même forme que dans les cellules épithéliales glandulaires du médiintestin : à côté d'un nucléole assez gros, on trouve un grand nombre de granulations nucléiniennes petites et appliquées le plus souvent contre la face interne de la membrane nucléaire. Ces granulations ne sont pas toutes isolées. Examinées avec un bon objectif à immersion homogène, on voit manifestement que plusieurs de ces granulations sont reliées les unes aux autres par une partie plus grêle, moins sensible aux réactifs colorants, FIG. **102**. Le protoplasme est granuleux. Dans les cellules plates qui forment la plus grande partie du revêtement épithélial de ces glandes, il est rarement strié à la base. Mais, dans les diverticulums et tout près de l'embouchure de ces glandes dans l'intestin moyen, ces cellules deviennent plus petites et plus hautes ; des stries alors apparaissent dans la partie du protoplasme qui avoisine la tunique propre, FIG. **119** et **124**.

Ces cellules sont pourvues d'un plateau, qui recouvre toute la face libre des cellules glandulaires *au repos*, FIG. **97**, **101**, **103**, etc. Dans les cellules

en sécrétion il est partiellement ou totalement détruit. Le plateau est nettement strié. Il possède la même structure que celui des cellules épithéliales sécrétantes du ventricule chylifique, FIG. **103**, **105**, **108**, **109** et **110**. Quelquefois cependant le plateau semble limité du côté de la cavité glandulaire par une seconde membrane, FIG. **97**; mais en examinant attentivement les bouts libres des filaments, on voit que chacun d'eux se termine par un léger épaississement, et que la membrane périphérique résulte simplement de la juxtaposition régulière de tous les bouts renflés.

Pendant la sécrétion ces cellules glandulaires présentent absolument les mêmes modifications que les cellules sécrétantes de l'intestin moyen : le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion est le même. Un coup d'œil jeté sur les figures de notre PL. V suffit pour s'en convaincre. Pour ne pas redire ici tout ce que nous avons exposé plus haut à propos de la sécrétion dans le ventricule chylifique, nous nous contenterons d'expliquer brièvement quelques-unes de nos figures. Lorsque la sécrétion commence, c'est-à-dire lorsque la cellule commence à élaborer les produits à excréter, la tension intracellulaire augmente, la membrane basale du plateau se soulève sur une étendue plus ou moins grande et les substances à excréter font saillie dans la cavité glandulaire. Examinées sur des glandes à frais, les vésicules qui dépassent la face libre de la cellule sont claires et transparentes; sur des matériaux fixés elles sont occupées par une masse finement granuleuse, FIG. **98**, **99**, **101**, **102**, **103**, **105**, **106**, **107**, etc. Ces vésicules reliées à la cellule qui les a produites par une partie étranglée, ou col, peuvent devenir libre par étranglement. C'est ainsi que les choses se passent dans les cellules glandulaires placées dans le voisinage immédiat de l'intestin moyen, FIG. **115**, **119**, **120**, **121**, **122**, **124**, **125** et **126**. Ailleurs les vésicules sont plus larges à leur base, FIG. **102**, **103**, **105**, **106**, **107**, **108**, **116**, **117** et **118**. Les produits de sécrétion qui y sont accumulés deviennent libres, soit par rupture directe de la membrane vésiculaire, FIG. **100** et **104**, soit par la formation d'une nouvelle membrane à la limite des substances à excréter et du protoplasme et aux dépens de ce dernier, FIG. **106**, **107**, **116**, **117** et **118**.

Dans les FIG. **108**, **109**, **110** et **111** le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion semble un peu différent. Tandis que partout ailleurs la membrane basale du plateau en se soulevant glisse entre les filaments, les écartent et les refoulent sur le côté, nous voyons ici le plateau tout entier soulevé avec la membrane basale, au point que la vésicule qui fait saillie dans la cavité glandulaire est recouverte, sur tout son pourtour, par les filaments

du plateau. Dans ces cas l'absence complète d'une membrane le long du bord libre du plateau saute directement aux yeux. Lorque ces vésicules deviennent libres par étranglement on peut les retrouver dans la cavité glandulaire hérissée de tous côtés par les filaments écartés du plateau, FIG. **109**. Ces faits prouvent une fois de plus ce que nous avons affirmé plus haut, concernant le rôle et la fonction du plateau.

La sécrétion est en général peu active dans les cellules épithéliales de ces glandes. Aussi n'y voit-on que rarement les produits de sécrétion entraîner avec eux le noyau et amener ainsi la destruction de la cellule. Cependant cette destruction des cellules glandulaires par perte du noyau, quelque lente qu'elle soit, est un fait d'observation directe et ne saurait être mise en doute. Les cellules détruites sont remplacées par de petites cellules que l'on trouve d'une façon permanente et normale éparpillées en petit nombre entre les cellules sécrétantes en activité, FIG. **103**, **105**, **119** et **124**.

A la base de ces glandes tubuleuses la sécrétion est beaucoup plus active. Aussi la face libre des cellules sécrétantes à ce niveau est toujours occupée par un grand nombre de vésicules saillantes, variables de volume et à tous les stades de l'excrétion. Les FIG. **121** et **125** représentent des cellules prises à la base de ces glandes. Dans ces cellules il arrive le plus souvent que les vésicules ne se séparent pas comme telles des cellules qui les ont produites, mais la membrane qui les recouvre se rompt près de la partie la plus saillante, et de cette façon les produits de sécrétion sont déversés directement dans la cavité glandulaire. Les parois de ces vésicules restent alors adhérentes à la cellule épithéliale. Tel est le mode de sécrétion qui a donné naissance à ces cellules à aspect étrange dont nos FIG. **119**, **120**, **122** et **123** peuvent donner une idée.

Nous avons déjà dit, en étudiant les cellules épithéliales de l'intestin moyen, que la hauteur du plateau était extrêmement variable, qu'à côté de cellules dépourvues de plateau ou recouvertes de filaments excessivement courts, FIG. **84** et **93**, on en trouvait quelquefois d'autres avec un plateau très épais, FIG. **91** et **92**. La même disposition se retrouve dans les cellules des glandes tubuleuses. La hauteur du plateau est surtout variable dans les cellules de la base, parce que là la sécrétion est très active. Un exemple frappant de ce fait est fourni par la FIG. **124**. Dans la préparation où nous avons pris cette figure le plateau était le même dans toutes les cellules de la base des glandes : les filaments constitutifs minces et grêles sont excessivement longs. Aux points où ils s'insèrent sur la mem-

brane basale on trouve un léger épaississement, puis le filament se continue à travers toute la cellule jusque contre la face basale, donnant à tout le corps cellulaire un aspect nettement strié.

Le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion est donc le même dans les cellules des glandes tubuleuses et dans les cellules épithéliales sécrétantes du ventricule chylifique. Ce mécanisme est bien simple. Les produits élaborés par l'activité propre du protoplasme traversent le plateau en poussant devant eux la membrane qui le limite; ils font ainsi saillie dans la cavité glandulaire ou intestinale sous la forme de poches claires et transparentes, plus ou moins volumineuses et renfermant un liquide riche en albumines. L'excrétion de ces produits peut se faire de deux façons : ou bien la membrane de la vésicule se rompt et les substances sécrétées sont déversées directement à l'extérieur, ou bien les vésicules deviennent libres, par étranglement, nagent dans la cavité glandulaire ou intestinale et finissent par se rompre en venant en contact avec les vésicules voisines ou avec les matières alimentaires.

Dans tout ce mécanisme le plateau n'intervient pour rien et ne joue aucun rôle. C'est une partie tout à fait accessoire pour la fonction de sécrétion. Il est passif dans tout le phénomène. Il ne constitue, pour ces cellules épithéliales à fonction spéciale, qu'un simple organe de protection.

Cellules absorbantes.

Mais les cellules glandulaires ou sécrétantes ne forment pas à elles seules tout le revêtement épithélial du ventricule chylifique; elles occupent, avons-nous vu, la paroi intestinale entre la valvule proventriculaire et l'embouchure des glandes tubuleuses et se retrouvent sur une étendue considérable de la partie distale du médiintestin. Entre ces deux régions sécrétantes, se trouve une partie médiane tapissée par des cellules épithéliales d'un volume considérable et d'une forme spéciale, que nous avons désignées plus haut sous le nom de *cellules absorbantes*.

La place occupée par ces cellules absorbantes est facile à déterminer : elles occupent la paroi du ventricule chylifique sur une longueur d'environ un centimètre, et elles commencent à l'endroit précis où les huit petites glandes tubuleuses déversent leurs produits dans le médiintestin. La partie de la paroi du tube intestinal recouverte par ces cellules spéciales présente d'ailleurs des caractères macroscopiques assez saillants, pour la faire recon-

naître de suite sur un intestin mis à nu. A ce niveau, en effet, la paroi intestinale est plus transparente aussi, sur un tube intact, la colonne noire de matières alimentaires donne à cette partie du canal digestif une teinte plus foncée. Sur un intestin vide, au contraire, cette partie est plus claire et se distingue nettement des parties voisines blanches, opaques et granuleuses.

Pour vider l'intestin moyen des matières alimentaires qu'il renferme, on peut user d'un moyen bien simple. Nous verrons plus loin que les masses alimentaires sont toujours séparées des cellules épithéliales du médiintestin par une épaisse couche de matières sécrétées. Si on sectionne transversalement le ventricule chylifique près de son extrémité distale, les parois se contractent, se raccourcissent et le cylindre des matières alimentaires fait saillie au bout coupé. En fixant de la main gauche l'œsophage au fond d'un bac à dissection et en tirant doucement sur la partie saillante du cylindre alimentaire, on peut, sans aucune difficulté, enlever d'un trait ce dernier et vider du coup tout le ventricule chylifique. Rien n'est plus facile alors que d'y introduire la lame d'un fin scalpel, de couper l'intestin moyen sur toute sa longueur et de l'étaler sur un porte-objets soit pour l'examiner à frais, soit pour le fixer par un réactif quelconque. Pour empêcher cependant qu'au contact de l'alcool acétique, du sublimé corrosif ou d'un réactif fixateur quelconque la paroi ne se contracte, il est bon de faire sécher légèrement la préparation en agitant le porte-objets, le tube étalé adhère alors plus ou moins au verre et ne se ratatine plus pendant les manipulations ultérieures.

En examinant un de ces tubes étalés à plat par le moyen que nous venons d'indiquer, fixé au sublimé corrosif, à l'alcool ou à l'alcool acétique et coloré par l'hématoxyline de Delafield, on voit que l'épithélium à cet endroit est formé d'immenses cellules polygonales, de 127, 145 et même 156 μ de diamètre, renfermant un noyau volumineux pouvant atteindre jusque 50 et 60 μ, et dans celui-ci on trouve un boyau nucléinien ou cordon chromatique strié transversalement et enroulé sur lui-même, plus beau peut-être que celui découvert par Balbiani dans les glandes salivaires de la larve du *Chironomus plumosus*.

Les plus volumineuses de ces cellules épithéliales existent dans la partie médiane de la région des cellules absorbantes, fig. **47** à **50**; aux deux extrémités de cette région les cellules deviennent insensiblement plus petites pour se continuer,, sans ligne de démarcation bien précise, avec les régions des cellules sécrétantes.

L'étude de ces cellules épithéliales va nous occuper pendant quelque temps. Nous décrirons séparément le noyau et le protoplasme.

Le noyau.

Examiné à l'état frais, sur une paroi intestinale étalée sur un porte-objets, le noyau de ces cellules volumineuses se présente comme une vésicule cristalline et transparente, nettement circonscrite par une membrane périphérique, et dans laquelle les meilleurs objectifs ne permettent pas de déceler la moindre trace de structure, FIG. **45**, **46**, **47** et **50**. Mais dès qu'un réactif fixateur quelconque vient en contact avec ces cellules, on voit apparaître brusquement dans le noyau un cordon assez épais, pelotonné lâchement sur lui-même, à contours assez réguliers, présentant des stries transversales brillantes, réfringentes et séparées par des stries claires. Les stries brillantes seules fixent intensément les matières colorantes. Une disposition analogue a été découverte et décrite pour la première fois par BALBIANI, en 1881, dans les cellules des glandes salivaires de la larve du *Chironomus plumosus* (1); à ce cordon enroulé sur lui-même, BALBIANI a donné le nom de *cordon chromatique*. Pour le savant naturaliste français les stries du cordon chromatique sont dues à des disques pleins de substance chromatique ou de nucléine, séparés par une masse plus fluide insensible aux réactifs colorants. Depuis lors le cordon chromatique strié de BALBIANI a surtout été étudié par CARNOY. Dans le premier fascicule de sa *Biologie cellulaire*, ce savant cytologiste a décrit et figuré un grand nombre de noyaux empruntés aux cellules des deux règnes, où la nucléine présente une disposition analogue à celle que l'on trouve dans les cellules des glandes salivaires du *Chironomus*. CARNOY distingue à ce cordon nucléaire une membrane périphérique qu'il considère comme de nature plastinienne : *étui plastinien*, et des granules ou des plaques de nucléine qui peuvent avoir les dispositions les plus diverses et qui donnent naissance aux stries. Il donne à ce cordon chromatique le nom de *boyau nucléinien*.

Quelle est la structure du boyau et comment sont formées les stries dans les noyaux des cellules absorbantes de la larve de la *Ptychoptera contaminata?* Pour résoudre cette question, nous devons pratiquer des coupes transversales ou longitudinales dans la région du médiintestin occupée par

(1) BALBIANI : *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus*; Zool. Anz, 1881, p. 637 et 662.

ces cellules volumineuses; sur un intestin simplement étalé à plat ces noyaux sont, en effet, trop épais et cachés plus ou moins par la couche musculaire et le protoplasme cellulaire, pour qu'on puisse y étudier convenablement l'organisation du cordon chromatique. Les FIG. **54**, **55**, **56**, **57**, **61**, **63**, **64** et **65** représentent plusieurs de ces coupes. Une première chose qui frappe sur ces tronçons du boyau nucléinien, c'est que les contours extérieurs ne sont pas réguliers et pas exactement parallèles sur toute la longueur. Le cordon dans son ensemble est moniliforme, formé de parties alternativememt dilatées et rétrécies, sans qu'il y ait pourtant, même sous ce rapport, la moindre régularité. Les stries colorées existent partout, mais elles n'ont pas toujours la même épaisseur, et la distance qui les sépare est variable, même dans un seul et même tronçon : très étroits et très serrés dans une partie du boyau, les disques colorés se montrent souvent plus épais ou plus distants dans une partie voisine. KORSCHELT (1) a signalé une disposition analogue dans les noyaux des larves du *Chironomus plumosus*, et nous pouvons confirmer sur ce point en particulier les observations du savant zoologiste. Mais nous ne pouvons nullement souscrire à la conclusion qu'il dégage de ses observations, à savoir : que les stries colorées seraient tout simplement dues à des plis de la surface du boyau nucléinien.

Dans les noyaux qui nous occupent comme dans ceux des glandes salivaires de la larve du *Chironomus plumosus*, les stries colorées correspondent à des disques pleins de nucléine, ainsi que le montrent clairement les coupes transversales du boyau, dans les FIG. **63**, **64** et **65**. Nous admettons avec CARNOY que ces disques de nucléine sont renfermés dans un étui et séparés les uns des autres par une couche de substance réfractaire aux réactifs colorants. Une disposition assez curieuse de ces disques de nucléine dans l'étui plastinien a été représentée sur un tronçon du cordon chromatique de la FIG. **63**; tandis que partout ailleurs les stries d'un même boyau présentent plus ou moins la même épaisseur, on voit ici, dans ce tronçon, des disques épais, séparés les uns des autres par un disque clair traversé en son milieu par un disque étroit de substance chromatique. Le cordon dans son ensemble était renflé au niveau du disque épais et rétréci au niveau du disque mince, l'image rappelant assez bien l'aspect que présentent quelquefois les fibrilles musculaires des ailes de certains insectes, abstraction faite bien entendu, de la constitution chimique.

(1) KORSCHELT : *Ueber die eigenthümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von Chironomus plumosus*; Zool. Anz., 1884, n. 164, n. 165 et n. 166.

Un autre détail est nettement visible sur ces coupes de l'intestin moyen: le boyau nucléinien n'est pas le seul élément constitutif de ces noyaux. Entre les anses et les tronçons du cordon chromatique, on trouve encore une masse granuleuse assez abondante. Nous avons déjà dit que, examinés à l'état vivant, ces noyaux ne laissent apercevoir aucune trace de structure et se présentent comme des vésicules transparentes. Ces granulations proviennent-elles de la coagulation des substances albuminoïdes normalement en solution dans un suc nucléaire préexistant, coagulation qui serait déterminée par les réactifs? C'est possible, mais nous ne le pensons pas. Tout récemment, Balbiani a décrit une même masse granuleuse dans les articles du noyau moniliforme du *Loxophyllum meleagris* (1). Ces granulations, d'après Balbiani, fixent plus ou moins les mêmes matières colorantes que les cordons chromatiques, mais beaucoup moins que ces derniers, et, comme dans ces noyaux il n'existe pas de nucléole, ce savant français est porté à admettre « que les granulations du suc nucléaire représenteraient une sorte de nucléole à l'état diffus ou granuleux (2) ». Les nucléoles manquent complétement dans les noyaux volumineux des cellules absorbantes de la *Ptychoptera contaminata*. Cependant nous ne pouvons pas admettre l'idée de Balbiani; ici, en effet, les granulations restent insensibles aux colorants de la nucléine. La masse granuleuse interposée entre les anses du cordon chromatique représente vraisemblablement une partie du protoplasme nucléaire ou caryoplasme qui, d'après Carnoy, existe comme troisième élément constitutif dans tout noyau au repos. Nous disons que les nucléoles manquent complétement dans ces noyaux et pourtant, sur notre fig. **64**, on serait tenté de prendre comme tels la masse colorée et irrégulière placée au bout d'un tronçon nucléinien. Mais ces masses de nucléine ne sont pas des nucléoles, ce sont des parties du boyau nucléinien altérées par les réactifs.

Une question assez importante et très controversée est celle de savoir si, dans le noyau au repos le boyau nucléinien est unique, ou bien si l'on y trouve des tronçons multiples et indépendants, enchevêtrés les uns dans les autres au point de cacher les extrémités libres. Un cordon chromatique unique existe manifestement dans les glandes salivaires des jeunes larves du *Chironomus plumosus*. Ce fait semble aujourd'hui universellement admis,

(1) Balbiani : *Sur la structure intime du noyau du Loxophyllum meleagris*; Zool. Anz., 1890, n° 329, p. 110—115; n° 330, p. 132—137.

(2) Balbiani : Loc. cit., p, 133.

et les observations faites sur cet objet le confirment entièrement. Strasburger, qui avait accepté l'existence d'un filament nucléinien continu dans les noyaux des végétaux, a abandonné tout récemment sa façon de voir : il admet maintenant (1) pour les cellules végétales, au moins dans un certain nombre de cas, la pluralité primordiale des filaments, opinion défendue par Rabl (2) pour les cellules animales. Carnoy, comme conclusion de ses recherches sur la constitution du noyau dans les deux règnes, admet que » dans les *noyaux typiques*, l'élément nucléinien présente la forme filamenteuse « et qu'il » est constitué par un boyau, ou filament continu et pelotonné « (3).

Dans les discussions qui se sont engagées sur ce point spécial, les auteurs semblent perdre de vue que Carnoy parle ici uniquement de *noyaux typiques*, et qu'il n'exclut nullement l'existence fréquente dans le noyau de tronçons nucléiniens indépendants. C'est ainsi que quelques pages plus loin (p. 221), il prend comme thèse : que le boyau nucléinien « peut se scinder en tronçons séparés ou en sphérules plus volumineuses ». Cette scission peut être accidentelle dans les cellules animales (épithélium et glandes), aussi bien que dans les cellules végétales (noyau du sac embryonnaire); elle peut devenir normale dans certaines catégories de cellules, comme les œufs des animaux et les spermatozoïdes des deux règnes (p. 222).

Dans les noyaux des cellules épithéliales des deux glandes annexes, fig. 1,*gr*, de l'appareil digestif, chez la larve de la *Ptychoptera contaminata*, nous avons décrit nous-même des tronçons nucléiniens indépendants en nombre variable (4). Balbiani croit devoir admettre la même chose pour le cordon chromatique du noyau du *Loxophyllum meleagris*. Comment le cordon chromatique se comporte-t-il dans les noyaux des cellules absorbantes du médiintestin de notre larve? Nous avons examiné avec le plus grand soin et avec les meilleurs objectifs la disposition de ce boyau nucléinien, sur des préparations où toute la paroi intestinale était étalée à plat entre deux verres couvre-objets, d'après la méthode de Rabl. Or, le plus souvent, il nous a été impossible de trouver même une seule extrémité libre, fig. **49**, **51**, **52** et **53**. Il nous semble que, si plusieurs tronçons indépendants existaient dans ces noyaux, on devrait rencontrer plus souvent une ou deux

(1) Strasburger : *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche*; juin 1888, p. 35—59.

(2) Rabl : *Ueber Zelltheilung*: Morph. Jahrb., Bd. X, 1885, p. 227.

(3) J. B. Carnoy : *La Biologie cellulaire*; fasc. 1, 1884, p. 211.

(4) A. Van Gehuchten : *L'axe organique du noyau*; La Cellule, t. V, 1re fasc., 1889, p. 177-185.

extrémités libres, d'autant plus que ces noyaux sont très volumineux, que les anses du boyau sont très lâches, et que la méthode de Rabl permet d'examiner un seul et même noyau par les deux faces. En présence de ces faits nous pensons ne pas trop nous avancer en admettant dans ces noyaux l'existence d'un boyau nucléinien unique, pelotonné sur lui-même. Ce fait prouve, nous semble-t-il, que l'existence d'un cordon unique ou de plusieurs tronçons isolés dans un noyau au repos ne doit pas avoir l'importance que les auteurs semblent vouloir y attacher, puisque nous trouvons ici, dans un seul et même animal, les deux dispositions dans deux parties différentes de l'appareil digestif.

Le protoplasme.

Quand on examine les cellules épithéliales à frais, sans addition d'aucun réactif, sur une paroi intestinale étalée simplement sur un porte-objets, et que l'on abaisse la vis du microscope de façon à mettre les noyaux au point, on trouve que le protoplasme de toutes ces cellules, depuis les plus volumineuses jusqu'aux plus petites, est gorgé de petits corps solides, blancs, réfringents, de toutes les formes et de toutes les grandeurs. Les plus volumineux occupent généralement les couches périphériques, les plus petits sont éparpillés dans le voisinage du noyau, fig. **45**, **46** et **47**. Ils sont quelquefois tellement nombreux qu'ils s'étendent jusque contre la membrane nucléaire, fig. **45**. Le plus souvent cependant on trouve à l'entour du noyau une zone plus ou moins épaisse d'un protoplasme finement granuleux, présentant un grand nombre de fines stries radiales, fig. **46** et **47**. Quelle est la nature de ces corps solides? Une chose est certaine, ce ne sont pas des corps gras. Ils n'ont ni la forme, ni l'aspect si caractéristique des gouttelettes graisseuses. Ils en ont encore moins les réactions. Si on laisse, en effet, ces cellules longtemps en contact avec de l'eau, qu'on les fixe par l'alcool à 80° ou à 90°, l'alcool acétique d'après la formule de Carnoy, le sublimé corrosif en solution aqueuse, la solution alcoolique au sublimé de Gilson, ou l'acide picrique, ces masses solides disparaissent, se dissolvent et, à leur place, apparaissent dans le protoplasme cellulaire des cavités, irrégulières comme les masses qui les occupaient, limitées par de fortes travées protoplasmatiques. Nous n'avons pas fait de réactions spéciales pour déterminer exactement la nature chimique de ces corps, mais nous croyons ne pas nous tromper en les considérant comme des enclaves de nature albuminoïde solubles dans l'eau, dans les acides dilués et les liquides fixateurs aqueux.

Les bandes de protoplasme qui enveloppent ces enclaves ne sont pas visibles sur des préparations fraîches, FIG. **45**, **46** et **47**, mais elles apparaissent, en toute évidence, après la disparition des enclaves. Nous avons tâché de rendre dans les FIG. **48** et **51** quelques-uns des aspects sous lesquels ces cellules se présentent vues à plat. Les travées qui entourent dans ces cellules les mailles du protoplasme ne sont pas identiques aux trabécules du réseau protoplasmatique, ce sont des cordons de protoplasme formés à la fois et par le réticulum et par l'enchylème. Pour bien faire ressortir la différence qui existe entre ce réseau et le véritable réticulum cellulaire, nous avons représenté ce dernier dans une cellule dépourvue d'enclaves du tube intestinal de la même larve, FIG. **49**. Comme cette figure le montre, ce réseau est formé de mailles polygonales, irrégulières et différentes les unes des autres : elles sont triangulaires, carrées ou polygonales; mais, considérées dans leur ensemble, elles paraissent avoir toutes le même diamètre et sont limitées par des trabécules fines et régulières présentant un léger épaississement aux points de jonction. Dans les FIG. **48** et **51** l'aspect du réseau est tout autre. Ici les différentes mailles ne se ressemblent pas du tout, les plus volumineuses et les plus petites se touchent quelquefois, toutes sont entremêlées; les trabécules qui les limitent sont irrégulières et noueuses; aux points de rencontre elles s'élargissent et présentent elles-mêmes une structure : on y voit en effet un réseau plus fin et plus délicat. Ce ne sont pas là des trabécules du réseau, mais de véritables *cordons protoplasmatiques*, comme on en rencontre si souvent dans les cellules végétales. Les enclaves albuminoïdes, en refoulant les parties voisines du protoplasme et en les comprimant les unes contre les autres, ont donné naissance à ce réseau artificiel.

Sur des coupes, on trouve que ces cellules volumineuses sont en même temps très épaisses; elles atteignent en moyenne une hauteur de 70 à 80 μ. Le noyau, plus ou moins sphérique ou ovalaire, légèrement aplati de dehors en dedans, est plus rapproché de la face libre de la cellule que de la face adhérente. Celle-ci repose sur la couche de fibres musculaires circulaires par l'intermédiaire d'une mince lame conjonctive : la *tunique propre*. Ces cellules ne sont pas directement en contact avec les matières alimentaires : elles en sont séparées par une couche assez épaisse d'une substance granuleuse provenant, comme nous le verrons plus loin, des produits des cellules sécrétantes, et par une membrane homogène assez épaisse, à contours assez réguliers, qui entoure directement le cylindre des matières alimen-

taires, *membrane péritrophique* de Balbiani, fig. **58**, sur l'origine de laquelle nous reviendrons plus tard. Quant à la cellule épithéliale elle-même, elle est le plus souvent limitée à sa face libre par un plateau finement strié; dans son corps protoplasmatique on peut distinguer sans peine trois couches, sans limites précises : une couche externe d'un protoplasme compact et dans lequel on ne parvient à distinguer le caractère granuleux qu'à de forts grossissements; une couche moyenne très lâche, présentant un grand nombre de mailles de toutes les formes, le plus souvent allongées, à grand axe parallèle à la coupe; et enfin une couche interne à protoplasme plus dense, granuleux et nettement strié. Tous ces détails se retrouvent dans les fig. **54**, **56**, **57**, **58**, **59**, **60** et **61**.

Nous venons de dire que ces cellules sont pourvues le plus souvent d'un plateau du côté qui regarde la lumière du canal. Cette restriction était nécessaire, car le plateau manque quelquefois, témoin les fig. **55** et **62**. Quand il existe, il se présente tout autrement que le plateau des cellules épithéliales du proventricule et que celui des cellules sécrétantes du ventricule chylifique.

Dans les cellules épithéliales du proventricule le plateau est limité par une membrane sur les deux côtés à la fois : une membrane basale le sépare du protoplasme cellulaire et une membrane périphérique le limite du côté de la cavité propre du proventricule, fig. **35**, **36**, **37**, **38** et **39**. Dans les cellules sécrétantes du ventricule chylifique et des cellules épithéliales des glandes tubuleuses, il n'existe plus que la membrane basale et les filaments du plateau sont libres du côté périphérique, fig. **66** et suivantes. Dans les cellules volumineuses de l'intestin moyen, qui nous occupent pour le moment, la structure du plateau est différente aussi. Le plateau est strié, mais les filaments sont fins et serrés; on ne les voit qu'aux plus forts grossissements. De plus, il semble exister entre ces filaments du plateau une seconde substance ayant plus ou moins les mêmes caractères physiques que les filaments, car le plateau apparaît le plus souvent comme une zone homogène, insensible aux réactifs colorants. Enfin, chose importante à noter, ce plateau ne présente pas de membrane basale : les filaments constitutifs touchent directement le protoplasme sous-jacent, fig. **56**, **57**, **58**, **59**, **60** et **61**. Par contre, il existe ici une membrane périphérique très évidente, de sorte que les filaments du plateau ne sont jamais libres du côté qui regarde la lumière du canal. Cette différence de structure du plateau est importante, car à elle seule elle est suffisante pour conclure à une fonction différente de la cellule épithéliale, comme nous le verrons bientôt.

Si on examine attentivement la membrane périphérique du plateau, on peut constater facilement qu'elle n'est pas partout directement en contact avec les filaments, mais qu'elle se soulève de temps en temps sur une étendue plus ou moins grande, laissant entre elle et le plateau des espaces libres, occupés par un liquide clair et transparent ou par une masse finement granuleuse. Nous avons tâché de rendre aussi fidèlement que possible cette disposition dans les FIG. **56**, **57** et **60**. Quelquefois le plateau manque complétement, FIG. **55** et **62**; la membrane périphérique repose alors directement sur le protoplasme cellulaire, tout en présentant les mêmes soulèvements. D'autres fois on trouve directement en dessous de la membrane périphérique une zone plus ou moins homogène de l'épaisseur d'un plateau ordinaire, mais sans aucune trace de structure, comme dans la FIG. **54**. En étudiant la fonction physiologique de ces cellules épithéliales nous verrons à quelle cause il faut attribuer ces différents aspects du plateau.

Les limites latérales de ces immenses cellules sont nettement indiquées. C'est la membrane périphérique du plateau qui s'infléchit pour se continuer avec la membrane latérale. Celle-ci n'est pas rectiligne dans toute son étendue : droite et épaisse sur toute la hauteur du plateau, elle se replie en zigzag sur elle-même au niveau de la zone externe du protoplasme, pour redevenir rectiligne plus bas et se terminer sur la tunique propre, FIG. **54**, **55**, **56**, **57**, **58**, **59** et **60**. Quelquefois cette membrane se dédouble près de la tunique pour loger un noyau excessivement petit, entouré d'un peu de protoplasme, FIG. **54** et **59**.

Nous avons dit que dans le protoplasme on pouvait distinguer trois couches. La couche externe sous-jacente au plateau est dense et compacte; elle se colore assez bien par l'hématoxyline de DELAFIELD et par le carmin aluné de GRENACHER. Elle forme une couche très finement granuleuse entre le plateau et la face externe du noyau. Le plus souvent elle se continue en une zone très mince qui entoure tout le noyau, FIG. **54** et **55**. La couche moyenne a un aspect tout autre : ici le protoplasme est lâche; il présente des mailles volumineuses et allongées, séparées les unes des autres par des travées de protoplasme plus ou moins parallèles entre elles. Tantôt cette zone succède brusquement à la zone externe, comme dans les FIG. **54** et **57**, tantôt il existe un passage graduel entre les deux, comme dans nos FIG. **55**, **56**, **58**, **59**, **60**, **61** et **62**. C'est dans les mailles de cette zone moyenne que se trouvent dans les cellules vivantes les enclaves albuminoïdes.

Enfin la troisième couche, celle qui repose directement sur la tunique propre, diffère de la précédente par l'absence d'enclaves et par une striation radiale nette et régulière. Ces stries, formées de granulations juxtaposées, s'insèrent sur la membrane basale de la cellule par un léger épaississement, FIG. **57**, et de là s'engagent plus ou moins loin dans le corps cellulaire.

Les enclaves albuminoïdes n'occupent donc, dans la cellule épithéliale, qu'une zone parfaitement limitée; elles s'accumulent dans la région médiane du corps cellulaire.

Il y a un rapport assez constant entre l'épaisseur de la couche à enclaves et celle de la zone compacte externe. Si les enclaves sont abondantes, ce dont on peut juger facilement par le nombre et le volume des mailles de la zone moyenne, la couche externe de protoplasme est dense et épaisse, FIG. **54**, **57**, **60** et **61**. Quand, au contraire, les mailles de la zone moyenne sont petites, comme dans les FIG. **56**, **58** et **59**, la couche externe est plus lâche et plus granuleuse.

L'existence de cette couche externe de protoplasme dense et compact apparaît aussi sur les cellules vivantes. Quand on ne met au foyer de l'objectif que la partie superficielle de la cellule épithéliale vue de face, celle-ci semble occupée par une masse finement granuleuse, FIG. **50**. Ce n'est qu'en abaissant la vis micrométrique que l'on arrive à la zone des enclaves.

Recherchons maintenant d'où viennent ces enclaves albuminoïdes, et quelle est la fonction spéciale de ces cellules épithéliales.

Deux choses sont possibles : ou bien ces enclaves albuminoïdes sont des produits élaborés au sein du protoplasme cellulaire, destinés à être déversés dans le canal intestinal, et alors nous serions en présence de cellules sécrétantes; ou bien ces produits ne sont que la condensation sous une forme solide des matériaux puisés par ces cellules dans le tube digestif, et alors ces cellules seraient des cellules absorbantes. Nous croyons que la seconde hypothèse est plus conforme à la réalité. Pour nous, ces cellules chargées d'enclaves albuminoïdes sont des cellules absorbantes. Voici les raisons qui plaident en faveur de cette manière de voir.

Nous avons vu qu'en dehors de ces cellules spéciales tout le revêtement épithélial du ventricule chylifique est formé de cellules sécrétantes, c'est-à-dire de cellules qui élaborent dans leur protoplasme des substances chimiques spéciales capables d'agir sur les matières alimentaires pour les rendre solubles, et qui déversent ces produits d'une façon bien évidente dans

le canal alimentaire. Sur la nature et la fonction de ces cellules il ne peut exister le moindre doute, car on trouve facilement, dans les préparations, toutes les phases de la sécrétion et de l'excrétion. En dehors des produits qui lui viennent de ces cellules sécrétantes, le ventricule chylifique reçoit encore les produits de sécrétion de huits petites glandes tubuleuses, placées un peu en arrière de son extrémité proximale. L'on peut se demander pourquoi, si ces cellules volumineuses étaient des éléments glandulaires, les phénomènes de la sécrétion y seraient moins visibles que dans les cellules voisines, et pourquoi la sécrétion s'y ferait autrement. Serait-ce parce qu'ici la substance à éliminer se présente sous une forme solide? Mais ces corps figurés ou enclaves albuminoïdes ne peuvent pas être expulsés comme tels de la cellule épithéliale, puisqu'ils sont séparés de la surface libre de la cellule par une couche assez épaisse d'un protoplasme dense et compact, par le plateau et par la membrane cellulaire. D'ailleurs on ne trouve jamais de corps figurés dans la zone externe du protoplasme, ni dans le voisinage du plateau. Si ces cellules sont des éléments glandulaires, et les corps figurés des produits de sécrétion, il faut absolument qu'avant de les excréter la cellule les rende solubles, et alors pourquoi le mécanisme de l'excrétion est-il différent de celui des cellules voisines?

Mais la cellule entière ne pourrait-elle pas se détruire en bloc et tomber dans le canal intestinal, en entraînant avec elle tous les produits solides à éliminer, comme Frenzel (1) l'admet, ainsi que nous le verrons plus loin? Ces corps solides, devenus libres dans la cavité intestinale, seraient dissous par le liquide de l'intestin et pourraient agir alors sur les matières alimentaires. C'est là une supposition tout à fait gratuite. Dans les centaines de préparations que nous avons étudiées, nous n'avons jamais observé la moindre trace d'une destruction pareille. Et puis, ces cellules épithéliales sont si volumineuses que, pour remplacer une seule cellule détruite, il faudrait un nombre considérable de cellules de remplacement; or, c'est à peine, si, sur une coupe transversale de l'intestin moyen, on trouve à leur base une seule petite cellule qui pourrait les remplacer. Et encore, s'agirait-il de démontrer que ces petites cellules enclavées entre les grandes sont des cellules de remplacement, ce dont nous doutons beaucoup. En effet, quand on examine la région moyenne du médiintestin

(1) Frenzel : *Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, p. 300.

chez de *jeunes larves*, il est excessivement rare de trouver de ces petites cellules entre les cellules à enclaves, et pourtant ces cellules à enclaves exercent leur fonction spéciale et, si elles se détruisent, elles doivent être remplacées. Quand au contraire une larve se prépare à subir les transformations pour devenir insecte adulte, le médiintestin se vide, mais avant toute modification macroscopique, la paroi intestinale subit déjà des modifications internes. Une des plus précoces, c'est l'apparition entre les cellules volumineuses de l'intestin moyen d'un nombre considérable de petits noyaux, placés à la file l'un de l'autre aux points de contact des cellules épithéliales. Les petites cellules que l'on trouve à la base de l'épithélium ne sont donc pas des cellules de remplacement, et ne peuvent pas servir de preuve en faveur de la destruction des cellules à enclaves.

Mais les cellules épithéliales détruites pourraient être remplacées par division des cellules voisines, et la FIG. **50**, qui représente une cellule à deux noyaux, en fournirait peut-être la preuve. Si cela était, on devrait retrouver, au moins de temps en temps, sur des parois intestinales où les cellules sont en pleine activité, un noyau cellulaire en divison, soit par sténose, soit par cinèse. Or, dans les nombreuses préparations faites dans ce but, nous n'avons jamais observé la moindre trace de division dans les noyaux. Nous n'avons même jamais trouvé deux noyaux assez près l'un de l'autre pour qu'on puisse seulement supposer qu'ils devaient provenir d'une division récente. Quand une cellule épithéliale a plusieurs noyaux, et elle peut en avoir deux, FIG. **50**, ou même trois, ces noyaux sont toujours placés à une grande distance l'un de l'autre, comme c'est le cas pour la FIG. **50**; de telle sorte qu'on ne peut rien en conclure au point de vue d'une division antérieure.

Ces cellules pour éliminer les enclaves albuminoïdes ne peuvent donc pas se détruire.

En outre, la structure spéciale du plateau, structure différente de celle que l'on observe pour les cellules épithéliales véritablement glandulaires ou sécrétantes, doit faire supposer une fonction physiologique différente.

Enfin, ces petits espaces qui existent entre la membrane et le plateau et sont occupés par une masse liquide ou légèrement granuleuse, ne dénotent-ils pas des phénomènes d'absorption pris sur le fait? Les matières alimentaires, après avoir été en contact avec le produit des glandes salivaires (à supposer que ces glandes servent à la digestion), après s'être mélangées, d'une façon plus ou moins directe, aux substances sécrétées par les cellules

glandulaires de toute cette partie du ventricule chylifique placée entre la valvule proventriculaire et la couronne de glandes tubuleuses, ainsi qu'aux produits déversés dans le tube digestif par ces glandes elles-mêmes, ont déjà subi une première digestion. Des substances nutritives en ont été extraites, ont été rendues solubles et, venant au contact des cellules de la région moyenne du ventricule, sont absorbées par elles, traversent la membrane par osmose, forment de petites vésicules entre cette membrane et le plateau, traversent le plateau, subissent une première élaboration dans la couche dense de protoplasme sous-jacent, et sont déposées enfin, plus ou moins transformées, sous forme de corps figurés, d'enclaves albuminoïdes, dans la couche protoplasmatique moyenne. Ces cellules épithéliales sont donc des *cellules absorbantes*.

Nous avons dit plus haut que le plateau est un simple organe de protection pour les cellules épithéliales, et qu'il n'a aucun rôle à jouer dans la fonction spéciale de ces dernières. La façon dont le plateau se comporte dans ces cellules spéciales pendant l'absorption le prouve une fois de plus. Ce plateau, en effet, peut manquer et manque souvent, FIG. **55** et **62**, dans un grand nombre de cellules; cela n'empêche pas celles-ci d'absorber les substances assimilables de la cavité intestinale. Nous avons pu constater plus haut l'absence fréquente du plateau dans les cellules sécrétantes en pleine activité. Le plateau n'est donc pas un élément nécessaire, ni à la fonction de sécrétion, ni à la fonction d'absorption. On ne le trouve bien développé, nettement strié, que quand les cellules qui en sont garnies sont au repos ou quand l'activité spéciale de ces cellules est faible.

Dès que l'activité de la cellule absorbante devient plus vive, le plateau disparaît; il devient d'abord homogène, puis finit par s'effacer. On trouve alors la membrane cellulaire de la face libre en contact direct avec le protoplasme sous-jacent. Et puisque cette membrane périphérique persiste, il faut bien admettre que le plateau s'est fusionné avec le cytoplasme ordinaire, dont il ne constituait qu'une partie plus ou moins différentiée, ainsi que nous l'avons montré précédemment.

Nous avons dit aussi que cette cuticule spéciale des cellules épithéliales devait être organisée de façon à ne pas entraver la fonction propre de ces dernières. Aussi, trouvons-nous un plateau différent pour les cellules épithéliales sans fonction spéciale, FIG. **36** à **39**, pour les cellules sécrétantes, FIG. de la PL. IV, et pour les cellules absorbantes, FIG. de la PL. V.

Frenzel, dans son travail sur l'intestin moyen des insectes, décrit, comme éléments constitutifs du revêtement épithélial, deux espèces de cellules : des cellules glandulaires, — Drüsenzellen, Cryptzellen ou Schleimzellen — et des cellules épithéliales. Dans le corps protoplasmatique de ces dernières il a trouvé, dans le plus grand nombre de cas, des corps figurés, notamment dans l'intestin moyen des papillons, des dytiscides, hémiptères, hyménoptères et dans la chenille de l'*Ephestia*. Ces corps figurés sont variables de forme et de volume, ont un aspect brillant et réfringent et sont solubles dans les acides, tous caractères qu'ils ont de commun avec les enclaves albuminoïdes de nos cellules absorbantes. De plus, ils s'amassent surtout dans le voisinage du noyau, et sont quelquefois tellement abondants qu'ils remplissent tout le corps de la cellule. Malgré la présence, dans l'intestin moyen, de cellules dont la nature glandulaire n'est pas douteuse, Frenzel considère ces corps figurés comme des produits de sécrétion — Secretkugeln, — et les cellules épithéliales qui les renferment comme des cellules sécrétantes. Dans ces conditions, tout le revêtement épithélial du médi-intestin serait formé de cellules glandulaires.

Il est assez curieux de voir par quelles considérations purement abstraites, sans avoir eu sous les yeux ni un fait, ni même un indice en faveur de son interprétation, Frenzel est arrivé à cette conclusion.

Ces cellules étant des éléments glandulaires, les produits solides accumulés dans leur sein ne peuvent, daprès lui, devenir libres que par destruction de la cellule. En effet, dit Frenzel (1), pour que ces cellules puissent remplir leur fonction spéciale, » müssen sie die von ihnen gebildeten und » zur Verdauung nöthigen Stoffe ausscheiden. Wie dies nun geschieht, mag » nicht in allen Fällen gleich sein. *Wo aber mehr oder minder grosse, geformte und feste* Sekretmassen sich angehäuft haben, was ja, wie wir gesehen » haben, am häufigsten der Fall ist, können diese nicht anders frei werden » als indem sie den vor ihnen liegenden Theil der Zelle *zerstören; und da* » *nicht selten der ganze Zellleib dicht von ihnen angefüllt wird*, wie bei » vielen Käfern, Hymenopteren, Raupen u. s. w., so muss man zu dem » Schlusse gelangen, *dass die ganze Zelle bei dieser Sekretion zu Grunde* » *geht.* « La sécrétion dans ces cellules épithéliales est donc liée à la destruction même de ces dernières. Mais cette destruction, Frenzel ne l'a jamais observée : » Der exakteste Beweis hierfür, dit-il lui-même, nämlich die

(1) Frenzel : Loc. cit., p. 301.

Beobachtung dieses Vorganges selbst, ist leider freilich nicht zu erbringen. « Tout ce qu'il allègue en faveur de cette manière de voir, absolument théorique, c'est qu'il a vu quelquefois, au dessus des cellules épithéliales, » hervorragende Protuberanzen, welche völlig wie soeben heraustretende Zellen aussahen. « Il allègue aussi ce fait que, à la base des cellules épithéliales on trouve un grand nombre de petites cellules » welche auf einen regen *Zellverbrauch* hindeuten, und da das Secret räumlich nicht vom Zellprotoplasma geschieden ist, so kann ich mir gar nicht vorstellen, conclut-il, wie ein Ausstossen des Sekrets *allein* möglich wäre, ohne dass dabei die *Zelle in ihrer Gesammtheit* ausgestossen würde. « N'est-il pas assez étrange que Frenzel n'ait jamais été témoin d'un fait si commun, d'après lui, et qui doit se répéter plus d'une fois sur toute la longueur du médiintestin.

Le noyau entouré d'un peu de protoplasme ne pourrait-il pas persister au moment de l'excrétion et reconstituer la cellule? C'est possible, dit Frenzel, mais ce mode de sécrétion et d'excrétion est trop compliqué! « Schliesslich aber ist der erstere Modus doch der *einfachste* den man sich überhaupt denken könnte, aus welchem Grunde allein er schon von Vorzug ist ».

Les cellules épithéliales chargées d'enclaves sont donc des cellules sécrétantes, et les produits deviennent libres par destruction de la cellule.

Frenzel se pose ensuite la question suivante(1) : les produits accumulés dans ces cellules épithéliales ne peuvent-ils être considérés comme des produits d'absorption? Voici comment il y répond : « Dies klingt zwar recht absurd, ist aber doch in gewissem Grade behauptet worden, insofern nämlich als man die starkglänzende Inhaltskugeln einzig und allein wegen ihres Aussehens für Fett hielt, welches dann ja nur aus dem Darmlumen hergenommen sein könnte. » N'y a-t-il que les corps gras capables d'être absorbés par les cellules épithéliales de l'intestin! N'absorbons-nous donc que de la graisse? Toutes les matières alimentaires doivent-elles se transformer en corps gras pour devenir absorbables? « Mit der Zurückweisung jener Prämisse, continue Frenzel, muss aber dann diese Folgerung hinfällig werden, um so eher, als man diesen Zellmassen doch eine bestimmte *Festigkeit* zuschreiben muss. *Diese letzere Eigenschaft (Festigkeit) aber widerspricht geradezu der ganzen Verdauungs- und Resorptions-*

(1) Frenzel : loc. cit., p. 302

theorie. Denn « Verdauung » heisst doch im Grunde nichts anderes als « *Verflüssigung* » von festen Nahrungsstoffen behufs Aufnahme in die Körpersäfte, welch letztere auf irgend eine Weise bewirkt wird, die wir « Resorption » nennen. Hier aber müssten die verdauten Stoffe in fester, *also nicht zu resorbirenden Form* in den Zellen niedergeschlagen werden, eine contradictio in adjecto, wie Jedem einleuchten muss; und somit sei auch dieser Einwand gegen die fermentativsekretorische Natur der geformten Zellbestandtheile zurückgewiesen ». Nous avouons, en toute franchise, ne pas comprendre ces raisonnements FRENZEL considère la cellule épithéliale comme une masse inerte, sans activité propre, un élément purement passif dans les phénomènes d'absorption et de sécrétion. Les corps figurés que l'on trouve dans ces cellules épithéliales ne peuvent pas être des produits d'absorption, dit-il, car ces corps figurés sont des corps solides, et ces corps solides ne peuvent pas entrer comme tels dans la cellule. Comme si les produits rendus solubles dans le canal alimentaire, sous l'action des liquides sécrétés, ne pouvaient pas entrer dans la cellule sous la forme liquide, et passer ensuite à l'état solide, sous l'influence de l'activité cellulaire. Les corps figurés de ces cellules épithéliales sont des produits de sécrétion, dit encore FRENZEL, mais comme ces corps figurés sont solides, ils ne peuvent devenir libres que par la destruction de la cellule elle-même! Comme si, encore une fois, une cellule vivante n'était pas en état de produire dans son sein la plus simple des réactions chimiques : la dissolution d'un corps solide, alors que sa vie n'est qu'un mouvement perpétuel d'assimilation et de désassimilation, déterminé par les réactions chimiques les plus complexes. Et voyez la contradiction! Ces corps solides existent dans la cellule épithéliale, mais comment y sont-ils venus? Ils ne peuvent y entrer comme tels, et pour en sortir il faut que la cellule elle-même se détruise. Ils y existent à l'état solide, dit FRENZEL lui-même, « da auf diese Weise jede einzelne Zelle mehr davon wird *produciren* können » (1). La cellule peut donc les *produire*, — elle peut les produire soit en puisant ses matériaux dans le canal intestinal, et alors c'est une cellule absorbante, soit en les puisant dans le liquide sanguin ou lymphatique, et alors c'est une cellule sécrétante. — Ce seul mot « *produciren* » de FRENZEL renverse tous ses raisonnements.

(1) FRENZEL : loc cit, p. 303.

Nous nous sommes arrêté un peu longuement sur le travail précédent, parce que FRENZEL est le seul auteur qui, de nos jours, se soit occupé d'une façon suivie de la sécrétion dans le médiintestin des insectes. Il est vrai que nous n'avons pas étudié les mêmes objets que FRENZEL; aussi, nous nous gardons bien de mettre en doute les faits qu'il a observés. Mais, alors même que ses observations seraient exactes, les conclusions qu'il en tire sont inadmissibles, et c'est là ce que nous avons voulu démontrer.

Pour FRENZEL toutes les cellules épithéliales du médiintestin sont des cellules sécrétantes. Mais où et comment se fait alors l'absorption? FRENZEL l'ignore : « Für nicht minder räthselhaft muss nun aber auch der ganze Vorgang der *Resorption* beurtheilt werden, dit-il, um so mehr, als sich nicht einmal der *Ort* bezeichnen lässt, wo derselbe vor sich geht » (1). Sur ce point il nous laisse donc encore dans les ténèbres.

L'étude que nous venons de faire du tube intestinal de la larve de la *Ptychoptera contaminata* nous paraît jeter quelque jour sur cette question si obscure : dans cette larve l'intestin moyen est, à la fois, un organe de sécrétion et un organe d'absorption. Les matières alimentaires, amenées par l'œsophage dans le ventricule chylifique, sont mises en contact avec les produits sécrétés dans le proventricule, dans la première partie du ventricule chylifique et dans les glandes tubuleuses; ces produits de sécrétion agissent sur les matières alimentaires, et en extraient des substances utiles qu'ils rendent solubles. Celles-ci, après avoir été absorbées par les cellules volumineuses qui forment le revêtement épithélial de la région moyenne du ventricule chylifique, y subissent des modifications spéciales et sont transformées en produits solides, qui sont déposés dans le fond de ces cellules. Puis les matières alimentaires débarrassées d'une partie de leurs substances utiles, sont de nouveau mises en contact avec les produits sécrétés dans la partie distale du ventricule chylifique, et arrivent dans l'intestin terminal. Nous ne pourrions encore affirmer que les produits de sécrétion de la partie distale de l'intestin moyen diffèrent par leurs réactions ou leur nature des matières sécrétées dans la partie proximale; nous savons seulement que le mécanisme de la sécrétion est le même.

Les produits de sécrétion, déversés dans le canal intestinal, ne viennent pas en contact immédiat avec les substances alimentaires; ils en sont séparés par une membrane continue, sans structure et assez épaisse,

(1) FRENZEL : Loc. cit, p. 303.

qui enveloppe directement le cylindre des matières alimentaires, depuis l'orifice de la valvule œsophagienne jusque dans l'intestin terminal. Entre cette membrane et la face libre du revêtement épithélial, il existe un espace circulaire dans lequel se déversent et s'accumulent les substances excrétées. Celles-ci ne peuvent donc pas se mélanger directement avec les aliments; mais, puisqu'elles sont liquides, elles traversent, sans aucun doute, cette membrane par osmose et viennent ainsi au contact des substances nutritives. Il en est de même pour les produits d'absorption. L'absorption des produits solubles de la cavité intestinale n'est donc pas un phénomène aussi simple qu'on serait tenté de le croire au premier abord, puisque ces produits ne sont nulle part en contact immédiat avec les cellules absorbantes.

La membrane enveloppant les matières alimentaires a été décrite depuis longtemps chez un grand nombre d'arthropodes. D'après les indications bibliographiques que nous avons puisées dans le travail de SCHNEIDER (1), c'est RAMDOHR qui l'a découverte chez l'*Hemerobius perla* (2). Elle a été signalée par WAGNER (3) dans les larves vivipares des cecidomyies. PAGENSTECHER (4) la considère comme un produit de sécrétion des glandes salivaires; pour MECZNIKOW (5) elle est de nature chitineuse, et en relation intime avec l'œsophage. Dans ses belles et intéressantes « recherches sur les phénomènes de la digestion chez les myriapodes » (6), notre savant collègue PLATEAU a retrouvé cette enveloppe. Il pense qu'elle se forme sur place dans l'intestin moyen et qu'elle est le résultat d'une sécrétion spéciale. SCHNEIDER l'a retrouvée récemment chez un grand nombre d'espèces, et lui donne le nom de *Trichter*. Il pense que cette membrane a pour but physiologique de garantir l'épithélium du médiintestin du contact direct des parties alimentaires. Il la considère comme un prolongement direct de la cuticule interne de l'œsophage.

---

(1) ANT. SCHNEIDER : *Ueber den Darmkanal der Arthropoden*; Zoologische Beiträge, Bd. II, Heft 1, p. 82—96. Breslau, 1887.

(2) RAMDOHR : *Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten*; 1811.

(3) WAGNER : *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Fliegenlarven*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 12, p. 518 (cité d'après SCHNEIDER).

(4) PAGENSTECHER : *Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864, p. 408.

(5) MECZNIKOW : *Embryologische Studien an Insecten*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16, 1866, p. 407.

(6) F. PLATEAU : *Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les myriapodes de Belgique;* Mémoires de l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, T. XLII, 1878, p. 85 et passim.

Comme cette membrane entoure les matières alimentaires à sur toute la longueur du canal intestinal, et qu'elle forme même une enveloppe autour des masses fécales, SCHNEIDER admet qu'elle se régénère sans cesse à sa partie antérieure adhérente à l'œsophage. BALBIANI, d'accord avec PLATEAU, admet que, chez les *Cryptops* et le *Lithobius*, cette membrane est une sécrétion de l'intestin moyen et qu'elle se forme à la surface des cellules épithéliales proprement dites. Il propose de lui donner le nom de *membrane péritrophique*, et conclut de ses observations et de celles de SCHNEIDER » qu'elle peut se produire de deux manières différentes : 1° elle peut être formée par un prolongement dans l'intestin moyen de la membrane cuticulaire de la valvule cardiaque, comme SCHNEIDER l'admet; 2° elle peut se former directement sur place comme un produit de sécrétion de la muqueuse de l'intestin moyen, conformément à l'opinion de M. PLATEAU « (1).

Nous n'avons pas fait de recherches spéciales sur l'origine de cette membrane chez la larve de la *Ptychoptera contaminata*; nous croyons cependant, d'après nos préparations, que son mode de formation diffère de celui décrit par PLATEAU et par SCHNEIDER. Comme SCHNEIDER l'a très bien vu, cette membrane ne se continue pas directement avec la cuticule de l'œsophage à l'endroit ou celui-ci s'ouvre dans le ventricule chylifique; elle est appliquée, plus ou moins loin, sur la face externe ou proventriculaire de la valvulve œsophagienne, FIG. **11**. Or, précisément, sur cette face la cuticule manque. Nous avons vu, en effet, qu'il existe là une simple rangée de cellules très plates limitant des cavités sanguines. La membrane péritrophique ne peut donc être un prolongement de la cuticule œsophagienne. D'ailleurs, s'il en était autrement, on comprendrait difficilement comment cette membrane pourrait s'accroître au niveau de l'œsophage, puisque les cuticules ne sont que des parties différentiées du protoplasme sous-jacent. La membrane péritrophique n'est pas davantage un produit de sécrétion des cellules épithéliales du ventricule chylifique, car ces produits sont liquides, et ils se déversent directement dans l'espace circulaire libre qui existe entre cette membrane et l'épithélium. Nous serions plutôt tenté d'admettre que, chez notre larve, cette membrane péritrophique est un produit de sécrétion des cellules spéciales, que nous avons décrites dans le proventricule. Ces produits, au sortir des cellules, doivent descendre dans la fente circulaire qui existe entre la paroi propre du proventricule et

(1) BALBIANI : Loc. cit., p. 32.

la valvule œsophagienne. Ils pourraient se condenser en une membrane continue qui, au niveau de l'embouchure de la valvule, s'appliquerait directement sur les matières alimentaires. Nous avouons que c'est là une pure hypothèse, mais qui expliquerait assez bien la régénération continuelle de cette membrane à son extrémité antérieure. Quoi qu'il en soit, c'est grâce à l'existence de cette membrane que l'on parvient si facilement à débarrasser le médiintestin des matières alimentaires qu'il renferme.

Les deux premières parties du tube intestinal de notre larve ont donc à remplir des fonctions physiologiques différentes. L'intestin antérieur, court et étroit, est un simple canal destiné à conduire les matières alimentaires dans le ventricule chylifique, après leur avoir fait subir peut-être un commencement de mastication. Cette fonction dépend surtout de la tunique musculaire et de la cuticule des cellules épithéliales. L'intestin moyen, beaucoup plus développé, a des fonctions plus importantes à remplir. Il doit d'abord produire des substances spéciales, capables d'agir sur les matières alimentaires pour les rendre solubles et assimilables; ensuite il faut qu'il puise dans la cavité intestinale les produits assimilables et qu'il les dépose dans des cellules spéciales Or, pour chacune de ces fonctions on trouve des cellules différentes : le revêtement épithélial du ventricule chylifique est formé à la fois de cellules sécrétantes et de cellules absorbantes.

La différence qui existe dans la fonction des deux parties du canal alimentaire ressort déjà du simple examen des éléments constitutifs de leurs parois; il suffit pour cela de comparer une coupe transversale de l'œsophage avec une coupe du ventricule chylifique. Dans l'intestin antérieur c'est surtout la tunique musculaire qui a pris un développement considérable : les muscles circulaires sont épais, volumineux et serrés intimement les uns contre les autres, de façon à produire une couche contractile forte et continue. L'épaisseur de la paroi de l'œsophage est variable, elle peut mesurer de 35-52 μ; la tunique musculaire y intervient pour 18-24 μ, tandis que le revêtement épithélial et la tunique propre atteignent ensemble 17-28 μ. Les muscles forment donc l'élément prédominant. La structure d'un organe étant en rapport intime avec sa fonction, nous pouvons en conclure que le long de l'intestin antérieur la tunique musculaire est spécialement active.

Dans la paroi du ventricule chylifique, les dispositions sont tout autres. Ici, la couche musculaire est excessivemnt réduite, elle forme pour ainsi

dire une tunique accessoire, ne mesurant que 3,6 μ d'épaisseur; encore cette tunique n'est-elle pas continue, et manque à plusieurs endroits (1). La couche épithéliale a pris au contraire un développement excessif, la hauteur des cellules qui la constituent atteint, dans la partie sécrétante, de 50-60 μ, tandis qu'au niveau des cellules absorbantes, l'épaisseur du revêtement épithélial peut aller jusque 86 μ. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité distale du médiintestin, ce développement excessif de l'épithélium diminue insensiblement, et, près de l'embouchure dans le canal intestinal des vaisseaux de MALPHIGI et des glandes annexes, on trouve encore 18-22 μ : épaisseur considérable si on la compare à celle de la tunique musculaire. Ces considérations, à elles seules, nous permettent de conclure que les fonctions de l'intestin moyen sont dévolues presque exclusivement aux cellules épithéliales elles-mêmes, tandis que celles de l'intestin antérieur appartiennent à la fois à la couche musculaire et à la cuticule interne des cellules.

III.

Intestin postérieur.

L'intestin postérieur ou terminal comprend trois parties bien distinctes : l'intestin grêle, le gros intestin et le rectum, FIG. **1**. La structure histologique du revêtement épithélial de l'intestin grêle et du rectum est des plus simples; elle ne nous arrêtera pas longtemps. Elle ressemble beaucoup à celle de l'œsophage. L'épithélium du gros intestin présente au contraire une structure spéciale.

Intestin grêle.

Sur des coupes transversales de l'intestin grêle, FIG. **138**, le revêtement épithélial, avec la tunique propre qui lui sert de soutien, est entouré directement et étroitement par la couche de muscles circulaires. Ceux-ci sont épais et serrés intimement les uns contre les autres, de manière à produire une tunique contractile forte et continue. L'épithélium présente un grand nombre de plis longitudinaux à section transversale triangulaire. La tunique propre entre aussi dans la constitution de ces replis. Cette lame conjonctive, colorée en rouge vif par le carmin aluné, occupe l'axe des replis;

(1) A. VAN GEHUCHTEN : *Cellules musculaires striées, ramifiées et anastomosées*; Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der dritten Versammlung in Berlin, oct. 1889, p. 100-105.

près de la tunique musculaire, les deux feuillets qui la constituent s'écartent l'un de l'autre et laissent entre eux un espace triangulaire sur lequel passent, en forme de pont, les éléments de la couche contractile, FIG. **139**. Les cellules épithéliales elles-mêmes ne présentent rien de particulier : le protoplasme, légèrement granuleux, est recouvert par une cuticule homogène peu épaisse, surtout si on la compare à la cuticule de l'épithélium œsophagien. Les limites cellulaires ne sont pas visibles. La couche protoplasmatique renferme, à des distances régulières et assez éloignées, un noyau pourvu d'un nucléole et de quelques granulations nucléiniennes. La FIG. **138** représente une coupe transversale de la région moyenne de l'intestin grêle. L'épaisseur considérable de la couche musculaire saute aux yeux. Cette couche est formée, sur toute la longueur de l'intestin grêle, d'une double rangée de fibres musculaires. Les replis de l'épithélium sont variables de forme et de hauteur; ils donnent à la lumière du canal un aspect étoilé. La paroi de l'intestin grêle mesure en moyenne de 47 à 57 μ. La couche musculaire à elle seule y intervient pour 40 à 44 μ, tandis que la tunique propre et le revêtement épithélial, protoplasme et cuticule, n'ont que de 7 à 11 μ d'épaisseur, c'est-à-dire le 1/5 de la paroi intestinale. Le grand développement de la couche musculaire prouve suffisamment que la fonction spéciale de l'intestin grêle est surtout dévolue aux muscles : elle est exclusivement mécanique. L'intestin grêle est un simple canal destiné à conduire les matières alimentaires du ventricule chylifique dans le gros intestin. Mais cette fonction n'explique pas à elle seule le développement exceptionnel de la couche musculaire. Aussi, croyons-nous que l'intestin grêle a encore à remplir un rôle beaucoup plus important. Nous verrons bientôt qu'entre lui et le ventricule chylifique il n'existe ni valvule, ni sphincter; les aliments venus du médiintestin peuvent donc entrer directement dans l'intestin grêle; mais la couche musculaire de celui-ci s'y oppose. En se contractant elle ferme hermétiquement la cavité de l'intestin grêle, et force ainsi les aliments à séjourner dans le ventricule chylifique un temps suffisant pour s'y imprégner des produits de sécrétion. L'intestin grêle, dans toute sa longueur, joue donc le rôle de sphincter.

Le point le plus intéressant de tout l'intestin terminal, c'est la disposition qu'il présente à son point d'union avec le médiintestin. Macroscopiquement la limite entre ces deux parties du canal alimentaire est établie par l'embouchure des vaisseaux de MALPIGHI et des deux glandes volumineuses annexes, FIG. **1**. Des coupes longitudinales pratiquées dans cette région montrent que la disposition n'est pas aussi simple.

Comme on peut le voir sur les FIG. **132**, **133** et **134**, il n'y a pas de passage graduel entre l'épithélium du ventricule chylifique et celui de l'intestin grêle. Le passage est brusque. Les cellules sécrétantes de l'intestin moyen, après avoir diminué de hauteur à partir de la région occupée par les cellules absorbantes, deviennent plus longues prés de l'extrémité distale, puis s'arrêtent brusquement. Aussitôt commencent les petites cellules rectangulaires du revêtement épithélial de l'intestin grêle. L'épithélium à ce niveau, produit donc une saillie circulaire, qui établit la limite précise entre les deux parties du tube intestinal. On peut y distinguer deux faces : une face supérieure appartenant à l'intestin moyen, une face inférieure qui est le commencement de l'intestin terminal. La première est formée de cellules sécrétantes, comme l'épithélium de la partie distale du médiintestin; la seconde présente les cellules épithéliales caractéristiques de l'intestin grêle. Immédiatement sous ce bourrelet saillant, on trouve un évasement du canal intestinal en forme de rigole, ou de cul-de-sac circulaire; puis les parois de l'intestin grêle se rapprochent fortement, de manière à produire à ce niveau un rétrécissement considérable de la lumière du canal. Ce rétrécissement coïncide exactement avec l'apparition de la double couche de muscles circulaires dans la paroi de l'intestin grêle : une couche interne qui est la continuation des muscles circulaires du ventricule chylifique, et une couche externe beaucoup plus développée, appartenant en propre à cette partie du tube alimentaire. Les coupes transversales pratiquées dans cette région montrent que le revêtement épithélial n'a pas ici la même disposition ni la même structure que dans la partie moyenne de l'intestin grêle. La FIG. **135** représente une coupe passant au niveau du cul-de-sac circulaire placé en dessous du bourrelet saillant du ventricule : les cellules épithéliales sont petites et plus ou moins cuboïdes, elles présentent une cuticule mince et homogène. Les limites cellulaires sont très apparentes. Cet épithélium repose directement et dans toute son étendue sur la tunique propre et la couche musculaire. Au niveau du rétrécissement de l'intestin grêle, au contraire, l'épithélium se plisse et les éléments de la couche musculaire interne entrent dans la constitution de ces replis, FIG. **136** et **137**. A partir de ce moment le revêtement épithélial présente la même structure sur toute la longueur de l'intestin grêle : les cellules épithéliales petites et cuboïdes deviennent de plus en plus volumineuses, et les limites cellulaires s'effacent, FIG. **138** et **139**. Cette disposition ressemble beaucoup à celle qui a été décrite par BALBIANI sur l'intestin des *Cryptops*.

Le bourrelet circulaire qui établit la limite exacte entre le ventricule chylifique et l'intestin terminal a été décrit depuis longtemps sous le nom de *valvule pylorique*. Beauregard(1) dans ses « Recherches sur les insectes vésicants » lui conserve encore ce nom. Et cependant, comme nous venons de voir, ce bourrelet ne rétrécit en aucune façon la lumière du canal intestinal; en outre l'absence d'un sphincter musculaire à ce niveau l'empêche de jouer un rôle quelconque dans l'acte de la digestion. Balbiani(2) parle aussi d'une valvule pylorique dans le tube intestinal des *Cryptops*, mais il applique ce nom, non pas au bourrelet saillant de la partie distale du médiintestin, mais bien à la partie étranglée de l'intestin grêle lui-même, en arrière du cul-de-sac, ou rigole circulaire, qui la sépare du bourrelet saillant. Là, en effet, la lumière du canal se rétrécit brusquement, et les replis du revêtement épithélial avec la double couche de muscles circulaires peuvent être considérés comme un appareil d'occlusion, destiné à empêcher les matières alimentaires, soit de passer trop vite dans l'intestin terminal, soit de revenir du gros intestin dans le ventricule chylifique. Et comme cette valvule dépend de l'intestin terminal, Balbiani propose de remplacer le nom impropre de *valvule pylorique* par celui de *valvule rectale*. Cependant cette dénomination, qui peut être bonne pour le tube digestif des *Cryptops*, ne saurait convenir à l'appareil digestif de notre larve, puisqu'ici la même disposition existe sur toute la longueur de l'intestin grêle. Nous nous trouverions en présence d'une valvule d'au moins un centimètre de longueur. Ensuite le nom de *valvule* pourrait induire en erreur. On l'emploie généralement pour désigner un repli de la paroi intestinale *perpendiculaire* à l'axe même du tube, comme cela existe pour la valvule œsophagienne et la valvule proventriculaire. Ici, rien de semblable. Ce qui s'oppose au passage trop rapide des matières alimentaires dans l'intestin terminal, ce ne sont pas les simples replis du revêtement épithélial, mais c'est la couche épaisse et double de muscles circulaires qui, en se contractant, oblitère complétement la lumière du canal. Puisque cette couche s'étend sur toute la longueur de l'intestin grêle, on ferait mieux, croyons-nous, de la désigner sous le simple nom de *sphincter de l'intestin grêle*. La figure 46 du travail de Balbiani prouve d'ailleurs qu'il en est de même chez les *Cryptops*.

La limite entre le médiintestin et l'intestin terminal est donc nettement

(1) Beauregard : loc. cit., p. 271-273.

(2) Balbiani : loc. cit., p. 65-67.

établie par le bourrelet circulaire. Mais cette limite ne coïncide pas exactement avec l'embouchure dans le canal intestinal des vaisseaux de MALPIGHI et des deux glandes annexes. Comme le montre la FIG. **133**, les glandes tubuleuses débouchent dans le canal alimentaire, au-devant du bourrelet circulaire. Il en est de même des vaisseaux de MALPIGHI. Ceux-ci ne sont donc pas des dépendances de l'intestin terminal, mais bien de l'intestin moyen. BEAUREGARD a observé la même chose chez les insectes vésicants : « Les tubes de MALPIGHI, dit-il (1), s'ouvrent dans le ventricule chylifique en avant de la couronne valvulaire ». Cette disposition ne semble pourtant pas générale, puisque, d'après BALBIANI, les vaisseaux de MALPIGHI s'ouvrent dans la partie proximale de l'intestin terminal chez les *Cryptops*.

Gros intestin.

L'épithélium du gros intestin présente des caractères tout à fait particuliers. Examinées de face, sur une paroi intestinale étalée à plat, les cellules qui le constituent présentent beaucoup de ressemblance avec les cellules absorbantes du ventricule chylifique. Comme celles-ci, elles sont grandes et polygonales, pourvues d'un noyau volumineux renfermant un boyau nucléinien strié, pelotonné lâchement sur lui-même. Seulement, le boyau est plus grêle, les stries plus délicates; en outre on y trouve un gros nucléole à contours très irréguliers. Le boyau nucléinien nous semble unique comme celui des cellules absorbantes du médiintestin. Le protoplasme est granuleux. Sur des cellules *vivantes* on y observe un réseau magnifique à mailles polygonales. Ce réseau est bien moins visible sur des matériaux fixés, à cause des granulations qui surviennent alors dans l'enchylème. Dans ces cellules examinées à frais nous n'avons jamais rencontré d'enclaves albuminoïdes. Un détail important à noter dans ces préparations, c'est que la couche musculaire du gros intestin n'est pas continue. Elle est formée, ainsi que nous l'avons dit ailleurs, d'un seul plan de muscles à la fois longitudinaux et circulaires. Les muscles circulaires sont les plus volumineux, ils sont très espacés les uns des autres; les muscles longitudinaux ne sont que des branches collatérales des muscles circulaires. Il existe donc là un véritable réseau à mailles très grandes. Les cellules épithéliales occupent ces mailles et y reposent sur la tunique propre. Aussi, sur des coupes longitudinales ou transversales, la paroi intestinale semble for-

(1) BEAUREGARD : loc. cit., p. 273.

mée exclusivement par les éléments du revêtement épithélial, comme cela ressort des FIG. **141** à **146**. Par ci par là, on rencontre dans ces coupes une partie de la tunique musculaire. Comme dans l'intestin moyen le revêtement épithélial est ici plus développé que la tunique musculaire; nous pouvons en conclure que la fonction spéciale du gros intestin est dévolue surtout aux cellules épithéliales.

La forme spéciale que ces cellules affectent dans les coupes provient exclusivement de la disposition des éléments musculaires. La paroi intestinale a la même épaisseur partout. Au niveau des mailles de la couche contractile, ces cellules sont donc très épaisses; elles diminuent de hauteur vis-à-vis des fibres de la couche circulaire, FIG. **141**, **144** et **145**. Le noyau occupe le centre de la cellule; placé à égale distance de la tunique propre et de la cavité intestinale, il est ovalaire et plus ou moins aplati de dehors en dedans. Le protoplasme présente des particularités très intéressantes. La plus importante de toutes, c'est que ces cellules possèdent un plateau. Celui-ci a, au fond, la même structure que celui des cellules absorbantes du médiintestin, mais cette structure est beaucoup plus évidente et ne peut laisser place à aucun doute. Les FIG. **144** et **145** représentent deux de ces plateaux. Immédiatement en dessous de la membrane périphérique qui sépare les cellules de la cavité intestinale, apparaissent les filaments du plateau, gros et irréguliers. Ils partent de la face profonde de la membrane et se perdent directement dans le protoplasme cellulaire, sans qu'il y ait une membrane basale pour établir la limite.

Si la structure délicate du plateau des cellules absorbantes du ventricule chylifique avait pu laisser quelque doute sur l'interprétation que nous en avons donnée, ces doutes seraient levés complétement par l'examen des cellules épithéliales du gros intestin. Les FIG. **141**, **142** et **143** représentent un plateau de même structure, mais d'un facies un peu différent : les stries très épaisses au niveau de la membrane périphérique, s'amincissent et se perdent dans le protoplasme sans présenter une limite aussi nette que dans les figures précédentes. Immédiatement en dessous du plateau, qui est en continuité directe avec le protoplasme cellulaire, commence un protoplasme granuleux qui peut occuper tout le corps de la cellule, FIG. **144** et **145**. Le plus souvent, cependant, ce protoplasme est nettement strié à sa base, FIG. **141**, et, de temps en temps, ces stries ont une disposition particulière, qui rappelle assez bien celle de la zone moyenne des cellules absorbantes du médiintestin.

Comme nous l'avons dit déjà, la fonction spéciale du gros intestin est dévolue aux cellules épithéliales, car elles ont pris un développement tel qu'elles forment presque à elles seules toute la paroi intestinale. Ces cellules ne sont pas des éléments glandulaires, car nous n'y avons jamais observé la moindre des modifications qui caractérisent les cellules sécrétantes. D'ailleurs la membrane épaisse qui les sépare de la cavité intestinale s'opposerait à l'exercice d'une fonction aussi délicate. De plus, entre ces cellules épithéliales on ne trouve jamais de ces petites cellules de remplacement, si abondantes entre les éléments glandulaires du ventricule chylifique, et qui témoignent de la destruction plus ou moins rapide des cellules voisines. Les cellules épithéliales du gros intestin ne se détruisent donc pas. Enfin la structure du noyau, la constitution spéciale du plateau, le volume même de ces cellules, tous leurs caractères enfin les rapprochent des cellules absorbantes de l'intestin moyen. Aussi, n'hésitons-nous pas à affirmer que les cellules épithéliales du gros intestin sont des cellules absorbantes. Il est bien vrai que nous n'y avons jamais rencontré de corps figurés ou d'enclaves, produits condensés des matériaux absorbés, comme dans les mêmes éléments placés plus haut. Mais rien ne nous autorise à croire que ces cellules puisent dans la cavité intestinale les mêmes produits que les cellules du médiintestin. Il n'y a pas que les albuminoïdes qui puissent être absorbés. D'ailleurs, il est un fait qui prouve que l'absorption s'effectue ici autrement que dans le ventricule chylifique : dans le gros intestin les cellules épithéliales sont en contact immédiat avec les matières alimentaires, tandis que dans l'intestin moyen elles en sont séparées par la membrane péritrophique. Cela est tellement vrai que, dans l'intestin moyen, les matières alimentaires se laissent enlever avec la plus grande facilité; tandis que, dans le gros intestin, il est très difficile d'écarter avec un pinceau les matières étrangères de la surface interne des cellules épithéliales, même sur une paroi étalée à plat sur un porte-objets. La membrane péritrophique a-t-elle ici disparu, ou bien se trouve-t-elle elle-même en contact intime avec les cellules du revêtement épithélial? Nous ne saurions le dire.

Les matières alimentaires, après avoir été mélangées aux produits de sécrétion des cellules épithéliales de l'extrémité distale du ventricule chylifique et aux produits déversés dans le canal intestinal par les glandes annexes, après avoir été mis en contact avec ces produits pendant un temps suffisant, grâce à la tunique musculaire de l'intestin grêle qui leur ferme le passage, sont conduites par cette portion du tube intestinal dans le gros intestin.

Là, elles sont soumises à l'action absorbante des cellules épithéliales, et cela pendant un temps assez considérable, vu la longueur relativement grande du gros intestin. Débarrassées de toutes les substances utiles, elles passent dans le rectum pour être rejetées au-dehors.

Entre l'intestin grêle et le gros intestin il n'existe pas de limites précises. A l'extrémité distale de l'intestin grêle les replis du revêtement épithélial diminuent de hauteur, puis disparaissent pour faire place insensiblement aux cellules absorbantes, en même temps que les éléments de la couche musculaire s'écartent les uns des autres, FIG. **140**.

La même disposition se répète entre le gros intestin et le rectum. A l'extrémité distale du gros intestin la lumière du canal se rétrécit, les cellules épithéliales perdent leur plateau et se recouvrent d'une cuticule homogène, le revêtement épithélial se plisse. En même temps les muscles circulaires se rapprochent, se serrent et forment une couche continue dont la fonction prédomine de nouveau sur celle du revêtement épithélial, FIG. **148**. Le rectum est un simple canal, destiné à conduire à l'extérieur les résidus de la digestion.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Grossissements : D, 2 : FIG. **3**, **9**, **13**. — A, 4 : FIG. **5**. — D, 4 : FIG. **6**, **7**, **8**, **10**, **11**, **12**. — 1/18, 2, FIG. **4**.

FIG. **1**. Appareil digestif vu dans son ensemble : *ia*, intestin antérieur ou préintestin ; *im*, intestin moyen ou médiintestin ; *gs*, glandes salivaires ; *pr*, proventricule ; *gt*, couronne de huit petites glandes tubuleuses ; *ga*, deux glandes annexes blanches et volumineuses ; *vm*, quatre vaisseaux de MALPIGHI ; *ig*, intestin grêle ; *gi*, gros intestin ; *r*, rectum.

FIG. **2**. Le proventricule dessiné à la loupe : l'extrémité inférieure de l'œsophage traverse le proventricule et s'étend jusque dans le ventricule chylifique.

FIG. **3**. Coupe transversale de l'œsophage montrant les replis du revêtement épithélial ; *mc*, couche de fibres musculaires circulaires ; *tp*, tunique propre ; *ep*, épithélium œsophagien.

FIG. **4**. Revêtement épithélial de l'œsophage dessiné à un fort grossissement. — La cuticule présente deux couches : une couche interne hyaline et une couche externe granuleuse sensible aux réactifs colorants.

FIG. **5**. La région du proventricule sur une coupe longitudinale ; *sph*, anneau musculaire ou sphincter œsophagien ; *ppr*, paroi propre du proventricule ; *e*, étranglement circulaire divisant en deux la cavité du proventricule ; *vpr*, repli circulaire de la paroi de l'intestin moyen formant la valvule proventriculaire ; *væ*, valvule œsophagienne ; *mc*, couche musculaire formée de fibres circulaires. La valvule œsophagienne traverse tout le proventricule et vient s'ouvrir dans le ventricule chylifique au-delà de la valvule proventriculaire.

FIG. **6**. Le sphincter œsophagien et la partie supérieure de la valvule œsophagienne. Les fibres musculaires du sphincter s'insèrent sur la lame conjonctive épaissie ou tunique propre, *tp* ; *mcp*, muscles circulaires appartenant à la paroi du proventricule ; *mco*, muscles circulaires de l'œsophage ; *ep*, épithélium de la paroi propre du proventricule ; *cs*, partie supérieure de la cavité sanguine ; *fl* et *fe*, feuillets de dédoublement interne et externe de la lame conjonctive ; *me*, membrane épithéliale sur laquelle s'insèrent les trabécules du réseau, *r*.

FIG. **7**. Le réseau à mailles irrégulières qui occupe l'espace libre entre la partie supérieure de la cavité sanguine, *es*, et la membrane épithéliale, *me* ; sur la face interne de cette membrane on trouve de nombreux petits noyaux pauvres en nucléine ; *ms*, muscles circulaires du proventricule ; *gs*, globules sanguins.

FIG. **8**. La cavité sanguine à l'endroit où les cellules épithéliales externes présentent sur leur membrane proventriculaire une différentiation spéciale en pointes ou *crochets*; *epv*, épithélium proventriculaire; *cs*, cavité sanguine; *mc*, muscles circulaires de de l'œsophage; *ml*, muscles longitudinaux provenant du sphincter œsophagien; *tp*, tunique propre; *eo*, épithélium œsophagien.

FIG. **9**. La paroi de la valvule œsophagienne dans la cavité inférieure du proventricule; *epr*, revêtement épithélial proventriculaire; *cs*, cavités sanguines traversées par des lamelles qui se bifurquent près de la couche musculaire, *mc*; *eo*, épithélium œsophagien; *c's'*, cavités sanguines situées entre la tunique musculaire et l'épithélium interne.

FIG. **10**. Extrémité inférieure de la valvule œsophagienne.

FIG. **11** et **12**. Valvule œsophagienne à l'endroit où le revêtement épithélial œsophagien, *eo*, se continue avec le revêtement épithélial externe ou proventriculaire, *epv*.

FIG. **13**. Coupe transversale de la partie inférieure du proventricule : *cpr*, cavité propre du proventricule; *mc*, muscles circulaires de la paroi propre du proventricule.

PLANCHE II.

Grossissements : toutes les figures ont été dessinées avec l'apochromatique de Zeiss et l'oculaire 4, excepté les fig. **32** et **33**, qui ont été prises avec DD, 4.

FIG. **14**. Repli du revêtement épithélial de la partie invaginée de l'œsophage; coupe transversale. *ml*, muscles longitudinaux; *mc*, muscles circulaires; *tp*, tunique propre; *pr*, partie protoplasmatique des cellules épithéliales renfermant les noyaux; *c*, cuticule traversée par des trabécules radiales.

FIG. **15**. Deux noyaux de la partie inférieure du revêtement épithélial externe ou proventriculaire de la valvule œsophagienne.

FIG. **16** et **17**. Cellules de la partie moyenne du revêtement épithélial externe de la valvule œsophagienne.

FIG. **18**. Cavité sanguine de la partie inférieure de la valvule œsophagienne; *epr*, épithélium proventriculaire; *mc*, muscles circulaires; *cs*, cavités sanguines; *l*, lamelle élastique rectiligne; *i*, insertion des fibrilles élastiques, qui traversent la cavité sanguine, sur les éléments de la couche musculaire.

FIG. **19** et **20**. Coupes longitudinales des cavités sanguines en dessous du revêtement épithélial externe; *epr*, épithélium proventriculaire; *cs*, cavités sanguines traversées par des lames manifestement musculaires; ces lames forment à ce niveau des cloisons complètes.

FIG. **21**. Coupe transversale montrant une lame musculaire de face.

FIG, **22**. Coupe longitudinale; une lame musculaire se divise en cinq fibrilles indépendantes s'insérant sur les muscles circulaires, *mc*.

FIG. **23**. Coupe longitudinale; des lames musculaires formant réseau et se divisant en fibrilles indépendantes.

FIG. **24**. Coupe transversale montrant la disposition des lames musculaires.

FIG. **25**. Coupe longitudinale du proventricule près de la couche musculaire circulaire de la valvule œsophagienne; les cavités sanguines ne sont plus traversées que par des fibrilles indépendantes dont quelques-unes se divisent.

FIG. **26**. Mode d'union d'une lame musculaire ou élastique avec les cellules du revêtement épithélial externe.

FIG. **27**. Fibrilles indépendantes unissant l'épithélium externe à la couche de muscles circulaires.

FIG. **28**. Mode d'union des lames musculaires avec les muscles circulaires.

FIG. **29**. Coupe transversale de la partie inférieure de la valvule. Les lames musculaires et élastiques ont disparu, elles sont remplacées par des fibrilles qui s'anastomosent et forment réseau.

FIG. **30**. Coupe longitudinale de la valvule dans la cavité inférieure du protoplasme : *epr*, épithélium proventriculaire; *cs*, cavités sanguines extramusculaires; *mc*, muscles circulaires de la valvule; *c's'*, cavités sanguines placées entre la couche musculaire et l'épithélium interne; *lm*, lame manifestement musculaire traversant ces cavités sanguines et se terminant sur la tunique propre de l'épithélium œsophagien, *epœ*.

FIG. **31**. Coupe longitudinale analogue à la précédente. Ici les cavités sanguines ne sont traversées que par des lames uniformes se divisant en fibrilles près de l'épithélium interne, *epœ*; *c*, cuticule; *mc*, muscles circulaires; *gs*, globules sanguins.

FIG. **32**. Coupe longitudinale de la partie supérieure du proventricule : *eppr*, épithélium de la paroi du proventricule; *tp*, tunique propre donnant insertion aux muscles du sphincter, *sph*; *cpr*, cavité du proventricule; *cs*, partie supérieure de la cavité sanguine; *r*, réseau spécial situé en dehors de la cavité sanguine.

FIG. **33**. Une partie de la valvule œsophagienne d'une larve de mouche : *eppr*, épithélium de la paroi propre du proventricule; *epr*, épithélium externe de la valvule.

PLANCHE III.

Grossissements : D, 4, FIG. **36, 41, 45** à **58**. — Apoch., 4, FIG. **35, 37, 38, 39, 40, 42**. — D, 2, FIG. **43, 44**.

FIG. **34**. Coupe longitudinale du proventricule passant par le milieu des cavités sanguines : les lames musculaires et élastiques sont devenues très minces, mais les cloisons à ce niveau sont encore complètes.

FIG. **35, 36, 37, 38, 39**. Cellules épithéliales de la paroi propre du proventricule garnies d'un plateau. La structure du plateau est variable.

FIG. **40**. Coupe un peu oblique montrant à plat une partie de la face libre de ces cellules à plateau; les filaments de celui-ci sont unis les uns aux autres par des trabécules transversales.

FIG. **41** et **42**. Cellules sécrétantes spéciales de la paroi propre du proventricule.

FIG. **43**. Cellules épithéliales dans la cavité inférieure du proventricule, au niveau de l'étranglement circulaire.

FIG. **44**. Valvule proventriculaire.

FIG. **45**. Région de l'intestin moyen, occupée par les cellules absorbantes.

FIG. **46** et **47**. Cellules absorbantes gorgées d'enclaves albuminoïdes, examinées à frais.

FIG. **48**. Une cellule absorbante dépourvue d'enclaves.

FIG. **49**. Le réticulum protoplasmatique dans une cellule absorbante de l'intestin moyen.

FIG. **50**. Cellules à deux noyaux examinées à frais. Le protoplasme est uniformément granuleux, on a mis au point la zone sans enclaves ; *n*, petits noyaux qui apparaissent entre ces cellules épithéliales, lorsque la larve se prépare à devenir chrysalide.

FIG. **51**. Différentes cellules dépourvues d'enclaves ; les mailles du réseau étaient occupées par les enclaves albuminoïdes; les trabécules de ce réseau sont des cordons protoplasmatiques.

FIG. **52** et **53**. Noyaux de ces cellules épithéliales, renfermant un boyau nucléinien apparemment continu.

FIG. **54** à **58**. Coupes du médiintestin dans la région des cellules absorbantes. Dans les FIG. **56**, **57** et **58**, le plateau est finement strié, il tend à disparaître dans la FIG. **54**, où il est remplacé par une zone plus ou moins homogène; il n'existe plus dans la FIG. **55**. La membrane cellulaire est soulevée en plusieurs endroits par une masse légèrement granuleuse.

PLANCHE IV.

Toutes ces figures ont été dessinées avec D, 4.

FIG. **59**, **60**, **61** et **62**. Cellules absorbantes prises aux extrémités de la région moyenne du proventricule, tout près des cellules sécrétantes.

FIG. **63** à **65**. Différents aspects du boyau nucléinien dans des coupes transversales de la région des cellules absorbantes.

FIG. **66** et **93**. Cellules sécrétantes *au repos*; le plateau est strié et formé de filaments indépendants à leur bord périphérique.

FIG. **67** à **92**. Différentes phases du mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion. Voir le texte.

PLANCHE V.

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées avec D, 4.

FIG. **94**. Cellules sécrétantes après la chute des vésicules renfermant les produits d'excrétion. Le plateau a disparu. Le bord libre festonné indique encore la place occupée par les vésicules avant l'excrétion.

FIG. **95** et **96**. Cellules sécrétantes de l'extrémité inférieure du ventricule chylifique.

FIG. **97** à **126** et **129** à **131**. Différentes phases du mécanisme de la sécrétion dans les glandes tubuleuses annexes du ventricule chylifique.

FIG. **127** et **128**. Cellules sécrétantes de la paroi propre du proventricule, dessinées à frais, sans addition de réactif : le plateau est strié et formé de filaments indépendants.

PLANCHE VI.

Grossissements : Apochr , 4; FIG. **133**, **137**, **138**, **141**, **142**, **143**, **144**, **145**, **146**, **147** et **148**. — Apochr., 8, FIG. **139**. — D, 4, FIG. **134**, **140**. — D, 2, FIG. **135**, **136**.

FIG. **132**. Coupe longitudinale faite au point d'union de l'intestin moyen et de l'intestin terminal, dessinée à un faible grossissement.

FIG. **133**. Même coupe dessinée à un grossissement plus fort : *ga*, embouchure des glandes annexes dans le ventricule chylifique ; *bc*, bourrelet circulaire établissant la limite entre les deux parties du tube intestinal et désigné par les auteurs sous le nom de *valvule pylorique* ; *rc*, rigole ou cul-de-sac circulaire entre l'intestin moyen et l'intestin grêle ; *sph*, muscles circulaires du sphincter de l'intestin grêle.

FIG. **134**. Même coupe ; les cellules de la face supérieure du bourrelet circulaire sont des cellules sécrétantes ordinaires ; les cellules de la face inférieure appartiennent à l'intestin grêle ; *sph*, muscles du sphincter de l'intestin grêle.

FIG. **135**. Coupe transversale de l'intestin grêle au niveau du cul-de sac circulaire, immédiatement en dessous du bourrelet. Le revêtement épithélial ne présente pas encore des replis longitudinaux.

FIG. **136**. Coupe transversale au niveau de la partie supérieure rétrécie de l'intestin grêle. La couche musculaire est double ; l'épithélium commence à se plisser, et les fibres musculaires internes entrent dans la constitution de ces replis.

FIG. **137**. Un repli de l'épithélium de la figure précédente dessinée à un grossissement plus fort ; les cellules épithéliales présentent une cuticule très mince.

FIG. **138**. Coupe transversale de la région moyenne de l'intestin grêle.

FIG. **139**. Deux replis de la même coupe, dessinés à un grossissement plus considérable.

FIG. **140**. Mode d'union de l'intestin grêle avec le gros intestin. Les replis de l'épithélium diminuent de hauteur pour se continuer avec le revêtement épithélial du gros intestin.

FIG. **141** à **146**. Différents aspects des cellules épithéliales du gros intestin ; *mc*, muscles circulaires.

FIG. **147**. Coupes transversales des noyaux de ces cellules épithéliales.

FIG. **148**. Coupe transversale du rectum.

TABLE DES MATIÈRES.

Introduction 185

Méthodes 192

Histologie de l'appareil digestif 192

I. *Intestin antérieur ou préintestin* 194

II. *Intestin moyen ou médiintestin* 196

Paroi propre du proventricule 216

Ventricule chylifique. 226

Cellules sécrétantes 227

Cellules absorbantes. 255

Le noyau 257

Le protoplasme 261

III. *Intestin postérieur* 276

Intestin grêle 276

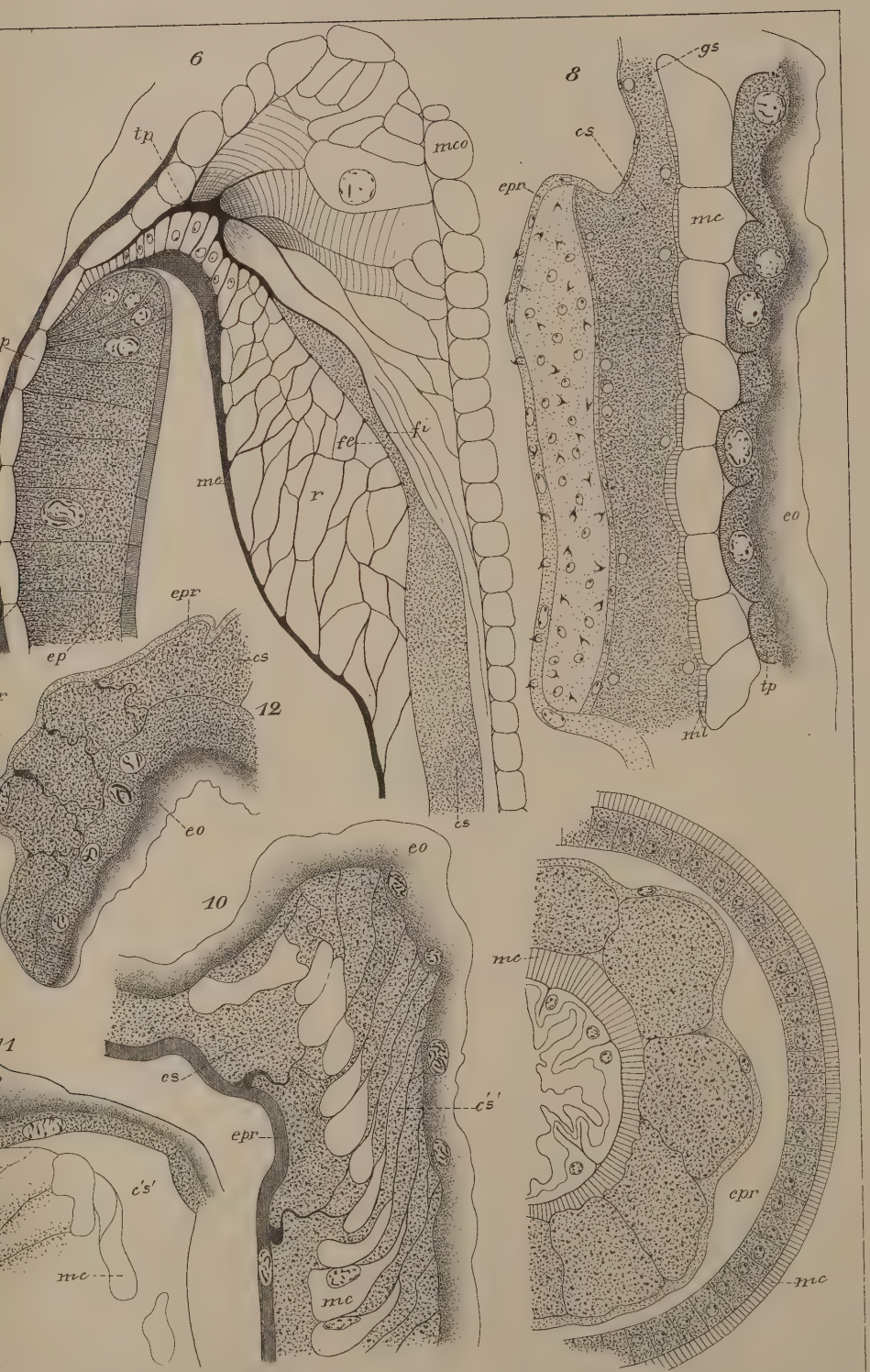
Gros intestin 280

Explication des planches. 285

Planche I.

A. Van Gehuchten, ad nat. del.

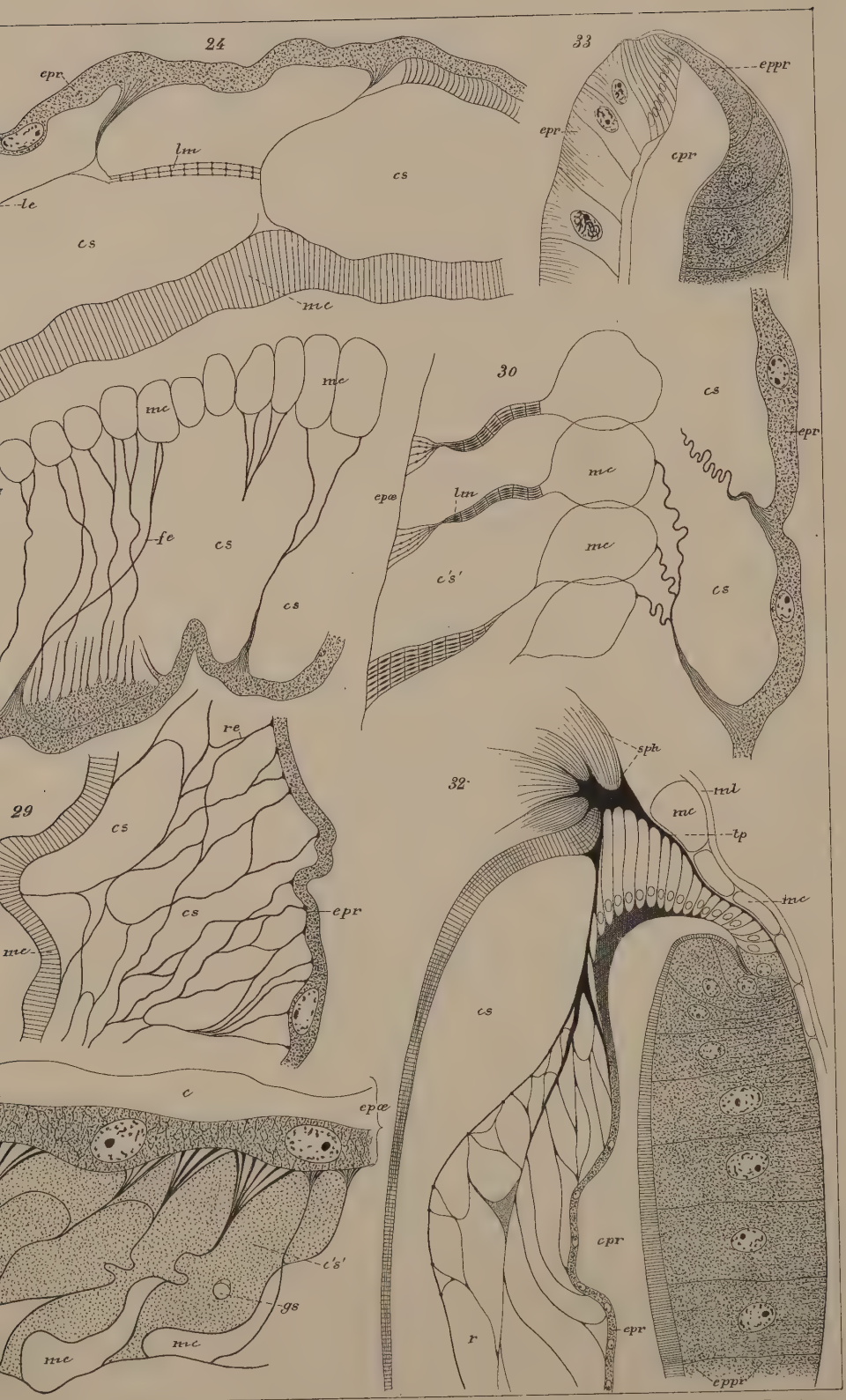
Lith.



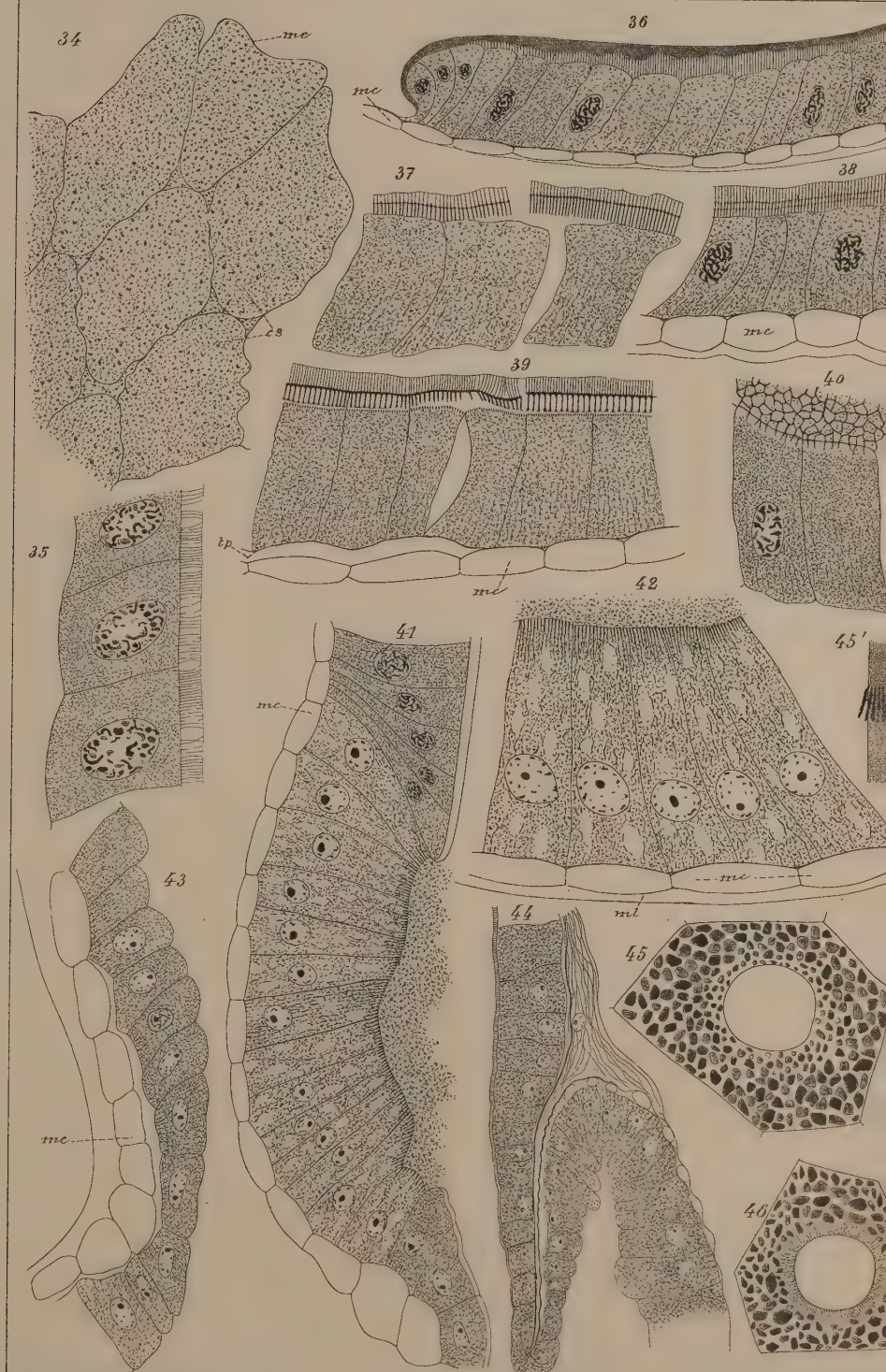
F. Giele, sculp

A Van Gehuchten, ad nat. del.

Lith


24
epr
lm
cs
le
cs
mc
33
eppr
epr
cpr
30
mc
mc
mc
fe
cs
cs
epœ
lm
c's'
cs
epr
mc
cs
29
re
cs
cs
epr
mc
32
sph
ml
mc
tp
mc
cs
cpr
epr
r
eppr
c
epœ
c's'
gs
mc
mc

F^a Uhelh sc



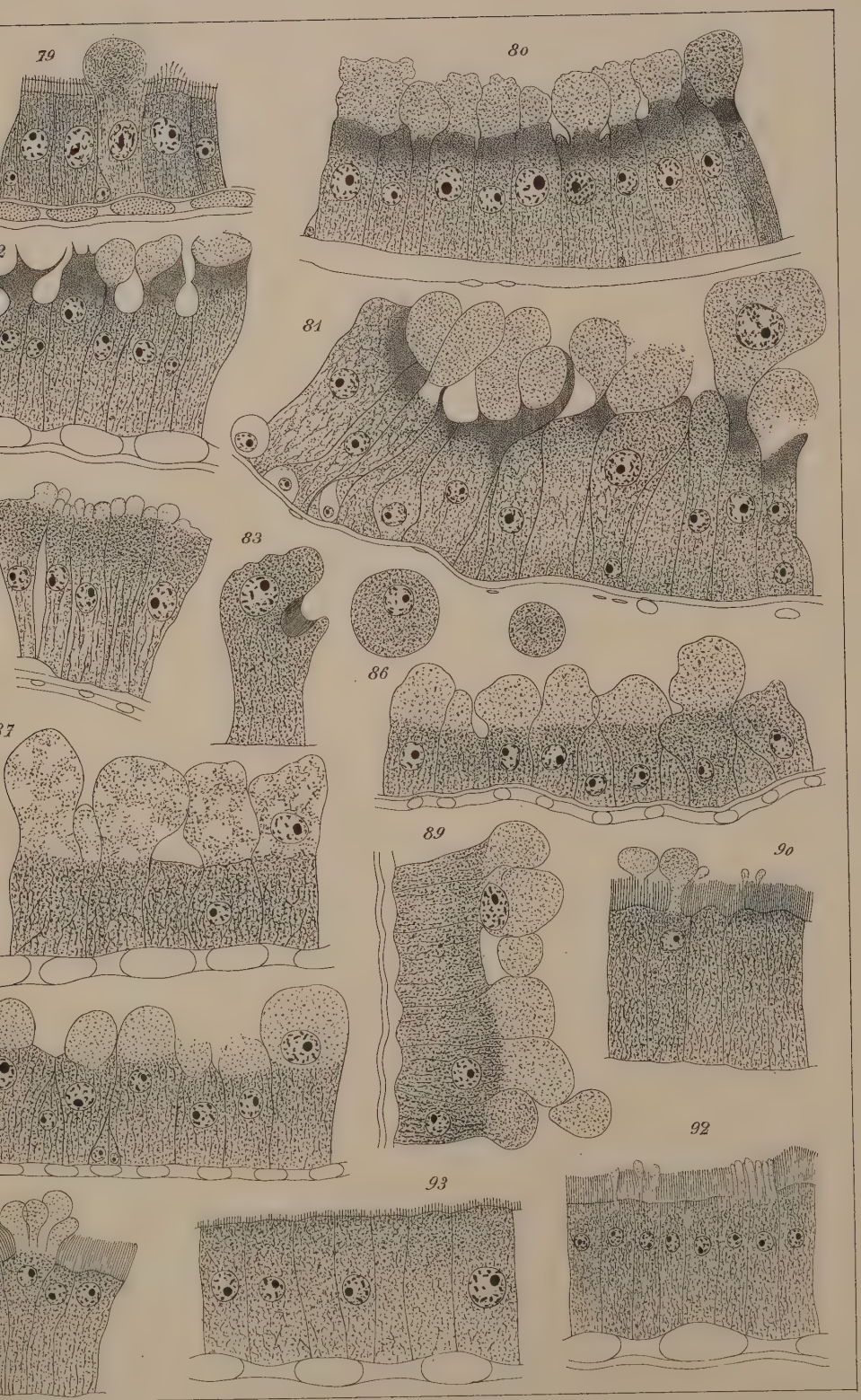
A. Van Gehuchten, ad. nat. del.

Lith

F.e Giele, sc

Planche IIII

A Vangehuchten, ad. nat. del.



Dumont

F. Grele, sc.

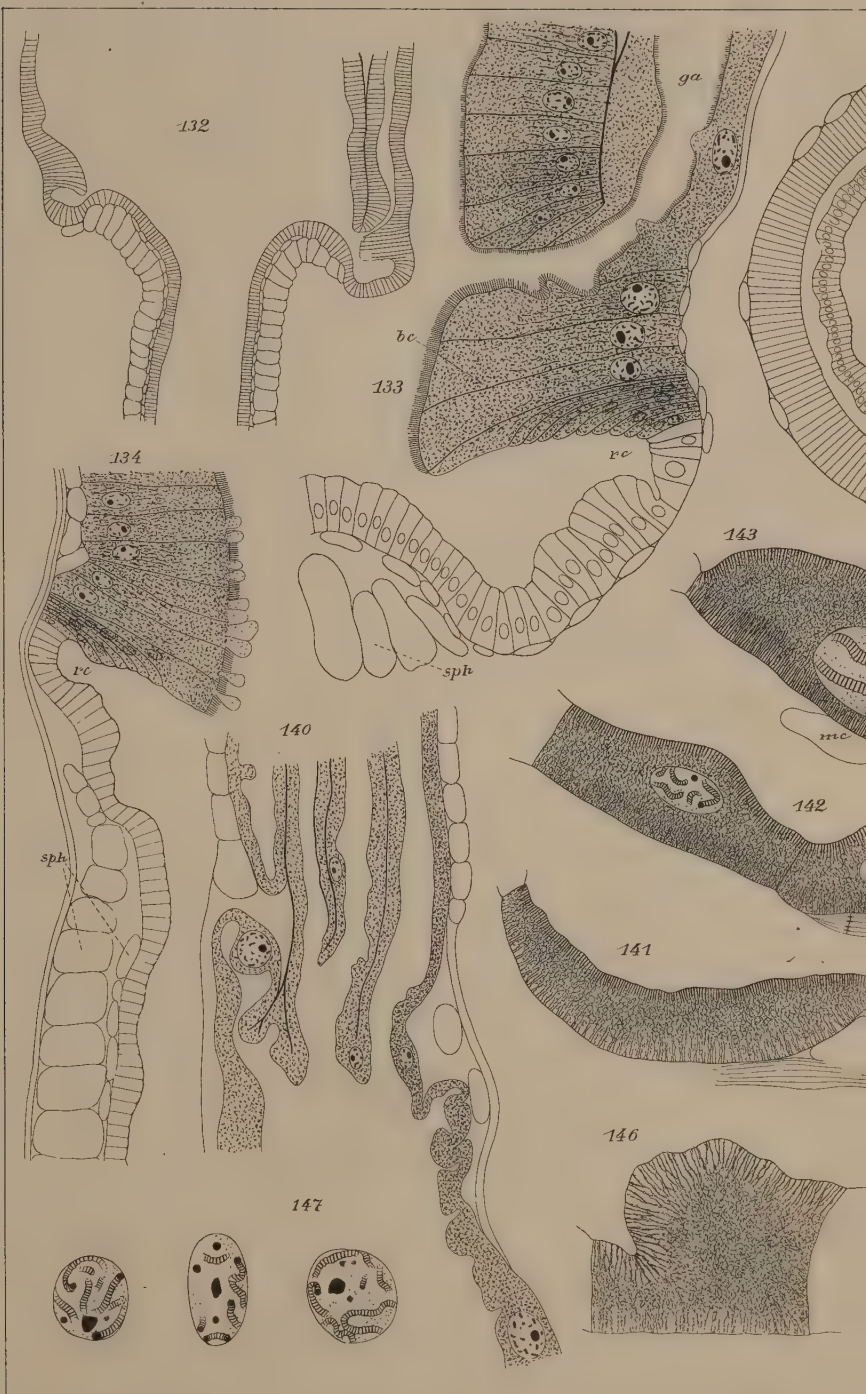
Planche V

A.Van Gehuchten, ad. nat. del.

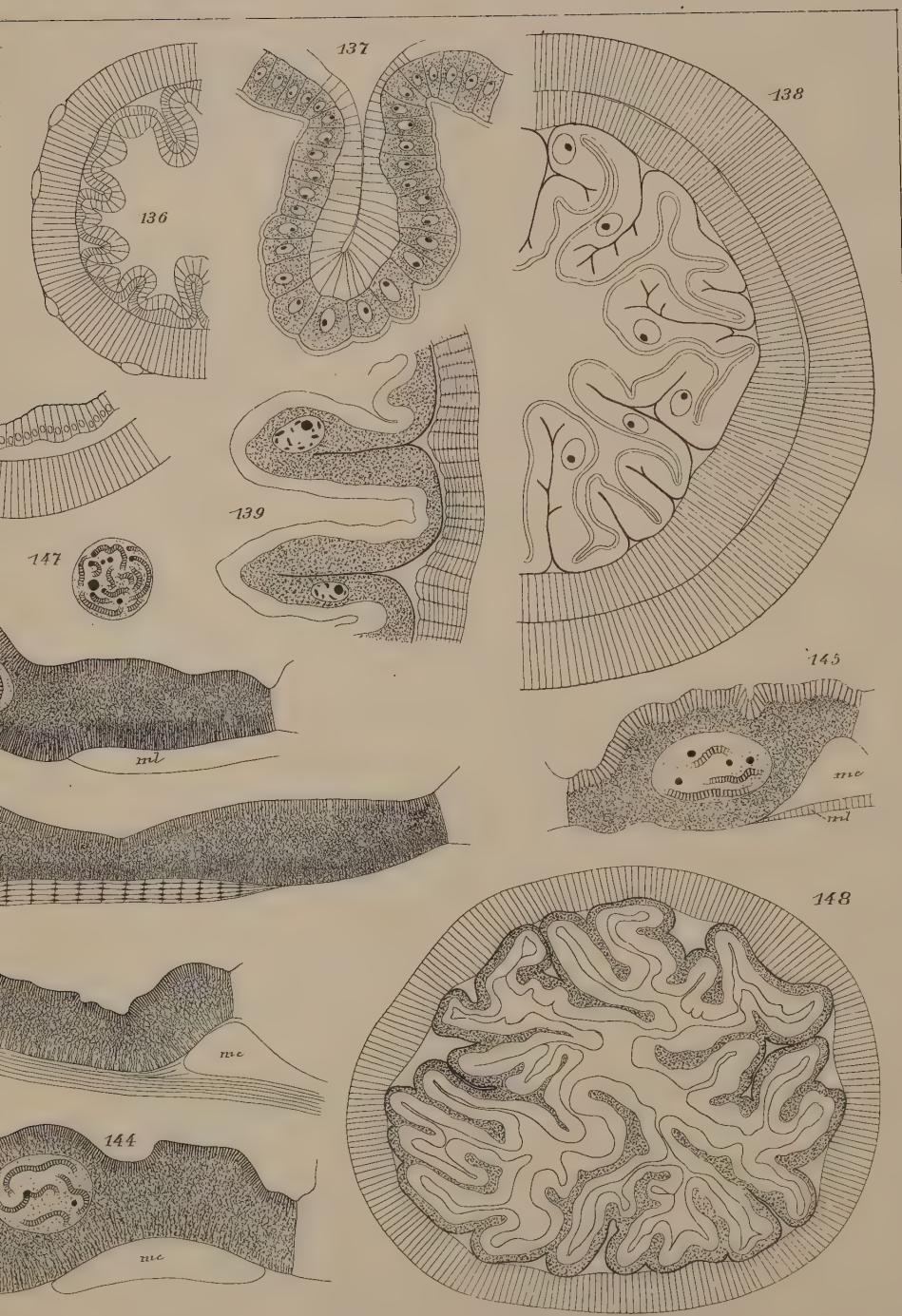
Lith

ont. F. Giele sc.

Planche VI.



A Van Gehuchten, ad nat. del.



Dumont

F. Giele. sc.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECEUIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, professeur de biologie cellulaire,
G. GILSON, professeur d'embryologie, J. DENYS, professeur d'anatomie pathologique,
a l'Université catholique de Louvain.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VI
2e FASCICULE.

I. Les téguments séminaux des cyclospermées,
(1re Partie.)
par A. MEUNIER.

II. Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive
chez les mammifères,
par A. VAN GEHUCHTEN.

III. Sur le sort de la peptone injectée dans le sang,
par J. DENYS & J. POOT.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
Aug. PEETERS, Libraire,
rue de Namur, 11.

1890

LES TÉGUMENTS SÉMINAUX

DES

CYCLOSPERMÉES

(1re Partie.)

PAR

A. MEUNIER

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

LES TÉGUMENTS SÉMINAUX

DES

CYCLOSPERMÉES

INTRODUCTION

Les travaux, déjà nombreux, publiés depuis un quart de siècle sur les téguments des graines, sont loin d'avoir épuisé le sujet (1).

Bon nombre de familles végétales ont été, jusqu'ici, complétement laissées à l'écart; d'autres n'ont fait l'objet que de quelques observations partielles, faites en passant et comme à la dérobée; celles-là enfin, qui ont été mises et même remises sur le métier, ont néanmoins gardé, nous n'en doutons pas, le secret de plus d'un détail intéressant de l'organisation de leurs téguments séminaux.

La science actuelle a déjà néanmoins réussi à formuler, sur la *constitution histologique* des téguments séminaux, des données générales, étayées sur des observations suffisantes pour pouvoir s'accommoder, selon toute apparence, des faits nouveaux que l'observation ultérieure fera connaître. Il n'est pas à craindre qu'un remaniement profond des idées généralement admises aujourd'hui sur ce sujet, doive se produire à l'avenir.

L'histologie des graines paraît faite, au moins dans ses traits saillants : son étude n'était du reste pas hérissée de bien grandes difficultés. Ce serait fini depuis longtemps, si l'on avait moins négligé le côté génétique, si l'on s'était toujours astreint à rattacher la graine à l'ovule en suivant pas à pas

(1) Nous nous réservons d'en publier la liste plus tard, à la fin de ce mémoire.

les phénomènes évolutifs de ce dernier. On ne l'a guère fait. Il faudra le faire davantage, si l'on veut éliminer de la science bien des erreurs qui, illégalement, y ont acquis droit de cité, sous le couvert de personalités avantageusement connues, ou qui y sont entrées subrepticement, à la faveur d'inductions incomplètes ou de généralisations insuffisamment justifiées.

Dans la nature tout s'enchaîne. Un état de choses ne s'explique bien que par la reconstitution de la série des phénomènes qui l'ont amené. N'envisager les objets qu'en eux-mêmes, isolément, c'est se condamner à ne rencontrer partout que des énigmes.

Il reste de ces énigmes avouées ou méconnues, tant dans les téguments que dans les autres organes séminaux. Ce serait faire œuvre utile que d'en rechercher la solution par la méthode rigoureuse des investigations scientifiques. Mais, est-ce à ce titre seulement, que les téguments des graines sollicitent l'attention du chercheur? Non, certes, car, à côté et au-dessus du point de vue *histologique*, il y a le point de vue *cytologique*, et, il faut bien le reconnaître, celui-ci n'a pas obtenu, jusqu'ici, toute la part d'attention qu'il mérite.

L'examen de la littérature sur la matière est décevant, à cet égard. On s'étonne d'y rencontrer si peu d'observations cytologiques sur un objet qui s'y prête si bien. L'analyse des détails cellulaires y fait généralement défaut; on est discret sur leur genèse et leur évolution, plus réservé encore sur leur nature chimique; on se tait presque toujours sur leur constitution organique, leur structure intime.

Cependant, pas n'est besoin d'avoir examiné un nombre considérable de graines variées pour entrevoir l'étendue des ressources que les téguments séminaux offrent au cytologiste.

Nulle part, en effet, plus que là, peut être, la différentiation cellulaire ne s'accuse. Nulle part, mieux que là, on ne voit la nature aux prises avec des difficultés de tout ordre qu'elle résout toujours avec le même art, par les ressources inépuisables dont elle dispose.

Les graines, faibles dépositaires de germes fragiles d'une végétation future, privées bien vite de la protection de la plante-mère et destinées à affronter mille dangers, doivent être fortement armées pour rester victorieuses dans la lutte qu'elles auront à soutenir.

La nature y pourvoit sans prodigalité, comme sans parcimonie; donnant aux unes des armes défensives propres, confiant la défense des autres au péricarpe outillé pour l'exercice efficace d'une tutelle nécessaire, assurant

à chacune ce qui est indispensable et suffisant pour lui permettre d'affronter sa périlleuse destinée.

Pour être toujours également efficaces, les moyens employés n'en sont pas moins variés et l'observateur est bientôt amené à admirer la diversité tout autant dans la nature et l'organisation que dans la localisation des facteurs immédiats de cette protection.

Tour à tour l'endosperme, les téguments séminaux, le péricarpe et même le périanthe se disputent avec succès ce rôle important, et ce n'est pas une des choses les moins intéressantes de cette étude, que d'y constater les applications brillantes de la loi du *balancement des organes*.

Peu de choses révèlent aussi bien la richesse de la nature. Suivant que la tutelle du germe est dévolue au périanthe, au péricarpe, au spermoderme ou à l'endosperme, c'est à celui de ces organes qui en a le privilége qu'il faut s'adresser pour trouver le facteur immédiat de la protection qu'il exerce. C'est assez dire que le cytologiste qui veut trouver dans les téguments séminaux des objets intéressants d'étude, doit s'adresser de préférence aux graines qui, destinées à devenir libres par déhiscence du péricarpe, sont en même temps dépourvues d'un endosperme corné. Dans ces graines, l'épisperme consiste généralement en une ou plusieurs assises de cellules différentiées plus ou moins profondément, soit dans leur forme, soit dans leur contenu, soit surtout dans leurs membranes, dont beaucoup nous offrent les spécimens les plus curieux de structure organique et de composition chimique.

Ces cellules, destinées à jouer un rôle tout à fait spécial, s'y préparent par une différentiation précoce, qui porte, généralement, avant tout sur la membrane.

Celle-ci y prend souvent un développement hors de proportion avec tout ce que présentent les autres tissus, et s'incruste presque toujours de substances singulières dont elle a la spécialité, sans préjudice des substances qui forment le fond de toute membrane cellulaire végétale. Si l'on ajoute que ces cellules sont généralement de très grande dimension et de forme parfois très bizarre, on comprendra que peu d'objets sont aussi favorables à l'étude de tous les détails qui intéressent de près ou de loin la connaissance de la membrane cellulaire végétale.

Aussi est-ce à ce point de vue surtout que se recommande l'étude des téguments séminaux.

C'est du reste un sujet très actuel.

La direction donnée depuis quelque temps aux travaux cytologiques accuse, en effet, une tendance bien motivée à remettre sur le métier la membrane cellulaire, laissée un moment à l'écart, pour la scruter de nouveau plus intimement. On s'est aperçu que les données fournies par les premiers observateurs et admises longtemps de confiance sur cet élément cellulaire, le mieux connu d'abord, ne cadraient plus avec les connaissances rapidement acquises depuis sur le protoplasme.

C'est dans cet ordre d'idées que nous avons commencé nos recherches sur les téguments séminaux.

PRÉLIMINAIRES

En soumettant à notre observation les téguments séminaux des *angiospermes*, au hasard de la succession fortuite où leurs graines nous tombaient sous la main, nous n'avons pas tardé à être frappé de la récurrence fréquente d'une organisation histologique particulière, associée à certaine différentiation cytologique, sui generis, de la couche épidermique, où les nombreuses modifications de détails étaient impuissantes à masquer complétement l'identité du fond.

Derrière les variations incessantes que nous révélaient nos observations cursives, nous ne pouvions nous défendre de reconnaître les traits plus ou moins altérés ou voilés d'une physionomie spéciale, propre à un nombre considérable d'espèces végétales, et de soupçonner l'existence d'un canevas unique de structure spermodermique chez des plantes, qui pouvaient nous sembler disparates.

En rapprochant ces espèces au point de vue taxinomique, nous avons reconnu que la structure particulière dont nous voulons parler était l'apanage de tout un ensemble de familles que les botanistes modernes s'accordent, dans une certaine mesure, à réunir en un groupe naturel autour des *chénopodiées*.

Reprenant alors avec méthode l'étude comparée des téguments séminaux dans toute l'étendue de ce groupe, en reculant ses frontières jusqu'aux extrêmes limites que certains auteurs ont cru pouvoir lui assigner, nous avons pu constater la réalité du fait et nous assurer qu'un nombre important de familles reconnues, d'après d'autres caractères, comme parentes n'avaient peut-être pas entre elles de lien plus étroit et plus stable que les grands traits architecturaux de leur spermoderme. Cependant, au fur et à mesure que nous nous éloignions des *chénopodiées* vraies, nous constations comme une atrophie progressive du type, dû à la disparition de certains caractères cytologiques saillants et la substitution à ceux-ci, dans une proportion de plus en plus grande, de traits d'une autre nature, qui finissent par devenir

prépondérants, et que l'extension de nos recherches jusqu'aux *caryophyllées* nous fit reconnaître comme caractéristiques de ces dernières.

Nous avions ainsi parcouru l'ensemble des *cyclospermées* de certains botanistes, et nous devions reconnaître que leurs téguments séminaux, très similaires quant à leur trame histologique fondamentale, affectaient, dans le développement dont cette trame est susceptible, deux physionomies tranchées, qui, reproduites dans toute leur pureté, chacune à une extrémité de l'échelle, s'altéraient graduellement, en combinant leurs traits distinctifs dans les échelons intermédiaires. Par leurs caractères ambigus ceux-ci établissent, par degrés, la transition naturelle entre deux facies typiques, qui, étudiés dans leur pureté, sembleraient irréductibles, et établissent entre les diverses *cyclospermées* des liens de parenté des plus étroits.

Il en résultait pour nous une confirmation des idées assez généralement admises sur la filiation de ces plantes, une preuve nouvelle en faveur des inductions faites, à cet égard, d'après d'autres caractères moins intimes et aussi moins constants pour la plupart. Nous voulons dire : la campylotropie de l'ovule, la courbure de l'embryon, la nature farineuse du périsperme, l'organisation de la fleur, les caractères phyllotaxiques, la structure souvent anormale de la tige, etc.

Sans aucun doute, le caractère spermodermique, dont il s'agit ici, est soumis, lui aussi, à bien des fluctuations; nous n'avons même aucune peine à reconnaître qu'il est assez difficile à saisir dans certains cas et ne saurait être élevé au rang de caractère taxinomique toujours pratique et commode. Néanmoins, pour obscur qu'il soit parfois, il n'en conserve pas moins une valeur considérable, car il ne cesse pas d'être, à notre avis, le trait distinctif le plus essentiel de tous les végétaux qui ont avec les *chénopodiées* des affinités véritables.

D'ailleurs, chez les familles végétales où l'homogénéité spermodermique est la plus frappante, comme par exemple, chez les *légumineuses*, l'examen attentif ne révèle-t-il pas aussi néanmoins des variations de détails que la ressemblance profonde de la structure générale de la graine et du péricarpe laisserait à peine soupçonner?

Au contraire, dans le groupe de plantes qui nous occupe, des variations plus profondes s'expliquent aisément par la structure éminemment variée du fruit, qui, tantôt supère, tantôt infère, charnu ici, herbacé là, ligneux ailleurs, déhiscent ou indéhiscent, revêt alternativement les formes et les caractères anatomiques les plus propres à influer sur les téguments séminaux.

Il en résulte naturellement que les traits spermodermiques strictement communs à tout l'ensemble des *cyclospermées* sont peu nombreux et, comme il faut s'y attendre, sont en raison inverse de leur extension. Ils se réduisent, en dernière analyse, à la présence de deux téguments : *ti*, *te*, FIG. 1, PL. I, formés chacun de deux assises cellulaires : *a*, *b*; *a'*, *b'*, isolés l'un de l'autre, de l'amande, à l'intérieur, et du péricarpe, à l'extérieur, par trois cuticules : *c'*, *c''* et *c*, qu'on peut toujours mettre en évidence au moyen de l'iode, sur des coupes convenablement traitées, au préalable, par l'eau de javelle.

Encore ce schéma rudimentaire, I, FIG. 1, se trouve-t-il quelquefois réduit et comme atrophié, ou dénaturé par surcharge, dans certains genres qui pourraient se dire aberrants, à ce point de vue.

Les choses changent de face quand on élimine les genres ou espèces à péricarpe ligneux ou indéhiscent.

Ce schéma purement histologique et fort simple se complique immédiatement, et gagne alors en compréhension ce qu'il perd de son extension. On peut aussitôt y ajouter des différentiations cytologiques qui caractérisent les plantes dont nous voulons parler, parce qu'elles en sont l'apanage exclusif, pour autant que nous permettent de l'affirmer nos observations faites à travers presque tout le domaine des *angiospermes*.

Ces différentiations atteignent surtout l'assise épidermique du spermoderme, la seule qui puisse jamais être considérée comme constituant ce qui s'appellerait le *testa*, en méritant cette dénomination par sa consistance.

Chez bon nombre de ces plantes, la membrane des cellules généralement prismatiques prend, exclusivement sur sa face extérieure, un épaississement souvent considérable, au sein duquel se produisent, par différentiation locale et progressive, des sortes de travées généralement parallèles, rendues manifestes, même sur le frais, par une coloration plus intense que le reste et que nous ne pourrions mieux comparer qu'à des stalactites, qui, appliquées par leur base contre la cuticule externe, *c*, descendent plus ou moins profondément dans la membrane secondaire, par un accroissement centripète souvent un peu en retard sur celui du substratum dans lequel elles sont plongées, et dont elles ne sont réellement que des portions modifiées.

Cette différentiation curieuse que nous appellerons *stalactiforme*, constitue le trait le plus saillant du type structuré, II, FIG. 2, que nous appellerons *chénopodique*, comme plus particulièrement propre aux *chénopodiées* vraies.

Ce type spermodermique, conformément au schéma de la FIG. 2, comporte essentiellement les deux téguments *te*, *ti*, du schéma plus simple, I. Chacun des deux téguments y comporte également deux assises cellulaires : *a*, *b*; *a'*, *b'*; au moins dans le jeune âge. Les mêmes cuticules *c*, *c'*, *c''*, les isolent l'un de l'autre et des organes limitrophes.

Les cellules de la couche épidermique, *a*, du spermoderme y sont prismatiques. Vues de face, en *B*, elles n'accusent, sur la coupe, en *A*, qu'une courbure à peine marquée ou même nulle sur leur face extérieure. L'épaississement secondaire de la membrane cellulaire se localise exclusivement sur la face qui regarde l'extérieur.

C'est au sein de cette membrane cellulaire, souvent très épaisse, que se produisent, par différentiation, les stalactites, *st*, dont il vient d'être question. La couche interne, *b*, du tégument externe, *te*, n'est assujettie à aucune différentiation. Des dépots souvent abondants de fécule, d'huile ou de cristaux d'oxalate calcique l'empêchent toutefois de s'affaisser jamais et de devenir indistincte, au point qu'il soit jamais possible de mettre son existence en doute.

Des deux couches du tégument interne, *ti*, l'externe, *a'*, s'atrophie généralement très tôt, dépourvue qu'elle est, dès le début des phénomènes évolutifs du spermoderme, de toute matière intracellulaire. Ses membranes très minces fléchissent bientôt, s'écrasent, et il devient de plus en plus en difficile de les détacher ou de les distinguer de la cuticule *c'*, contre laquelle elles finissent par s'appliquer étroitement.

Les cellules de l'assise interne, *b'*, par contre, ne s'atrophient jamais. Au contraire, leurs membranes cellulaires s'ornent, sur toutes, ou seulement certaines de leurs faces, de stries extrêmement rapprochées, très délicates, dont la disposition particulière imprime aux cellules de cette assise un caractère sui generis, qui constitue peut-être la note la plus constante, sinon la plus saillante de ce schéma spermodermique. A la maturité ces cellules restent gorgées d'une substance homogène particulière, identique ou analogue à celle qui occupe la cavité généralement fort réduite des cellules de l'assise épidermique, *a*, du spermoderme.

Ajoutons que ce type ne comporte aucune structure reconnaissable dans la cuticule externe, *c*, qui revêt bien plutôt le caractère d'homogénéité parfaite que traduisent habituellement les cuticules végétales minces.

Les *chénopodiacées*, parmi lesquelles nous comprenons, outre les *chénopodiées* vraies, les *basellées*, les *amarantées*, les *gomfrénées* et les *célosiées*,

reproduisent fidèlement, bien qu'avec un grand luxe de détails, ce type qui leur est particulièrement propre. Les espèces aberrantes y sont relativement rares, ne constituent que des anomalies expliquées par la structure du péricarpe et ne s'écartent du reste du schéma, II, que pour l'amoindrir, en atténuer les traits les plus saillants et se rapprocher, à des degrés divers, du schéma plus simple, I, commun à presque tout l'ensemble des *cyclospermées*. Le type *chénopodique* se retrouve plus ou moins pur dans les *phytolaccées*, les *aizoacées*, les *illécébrées* et jusque dans les *portulacées*, mais les formes aberrantes y deviennent progressivement plus nombreuses et manifestent une tendance de plus en plus marquée à revêtir des caractères plus spécialement propres aux *caryophyllées*, auxquelles elles confinent d'ailleurs, et avec lesquelles elles ont des analogies de plus en plus étroites.

La structure spermodermique des *caryophyllées* se rapporte en effet, sans effort, à un second schéma structuré, III, FIG. 3, sensiblement différent de l'autre. Il en diffère déjà par l'absence de différentiation dans les membranes de l'assise cellulaire interne, *b'*, du tégument interne, *ti*, FIG. 3, *A* ; bien qu'elle présente la matière homogène qu'offre son homologue du type *chénopodique*, II. Mais c'est surtout dans l'assise épidermique que se traduisent les différences qui créent le type que nous appellerons *caryophyllique*. Ici, les cellules épidermiques ont, vues de face, en *B*, FIG. 3, des contours sinueux et non plus polygonaux; la face externe, au lieu de rester plane, se soulève plus ou moins fortement en dôme et se recouvre d'une cuticule, *c*, toujours structurée et souvent remarquablement ouvragée (1), dont nous ne connaissons pas d'exemple dans les *chénopodiacées*. En outre, la membrane cellulaire fortement épaissie du côté externe ne présente pas la différentiation stalactiforme, mais l'absence de celle-ci est compensée au point de vue de l'intérêt qu'elle peut présenter au cytologiste, par des cordons ou prolongements cellulosiques, *pc*, qui, issus de la face interne mal limitée de la membrane épaissie, descendent dans la cavité cellulaire et s'y enchevêtrent en une espèce de feutrage plus ou moins dense, plus ou moins abondant et grossier, formation dont nous avons reconnu l'existence dans des familles très disparates des *angiospermes;* mais qui se présentent néanmoins ici avec des caractères particuliers, qui restent suffisamment spécifiqués.

(1) En donnant à cette formation le nom de *cuticule*, nous ne faisons que lui conserver le nom sous lequel on l'a désignée avant nous Nous tenons à déclarer que nous ne l'acceptons que provisoirement. L'analyse détaillée, à laquelle nous la soumettrons plus tard, nous dira si nous pouvons le maintenir.

Ces deux types structurés *chénopodique*, II et *caryophyllique*, III, greffés comme deux rameaux divergents sur le type plus simple, I, que l'on peut considérer comme la souche commune, se partagent la vaste classe des *cyclospermées*, non en s'excluant réciproquement, mais en exerçant l'un et l'autre une influence graduellement atténuée, à partir d'une limite propre à chacun, sur les points intermédiaires, où leurs effets se combinent comme les rayons de deux foyers lumineux qui éclairent simultanément les objets situés entre eux.

C'est ce que nous traduisons d'une façon synthétique par le tracé schématique de la FIG. **4**.

La ligne des abscisses CY, qui mesure l'étendue de la classe des *cyclospermées*, y est partagée entre ses principales familles : *chénopodiacées*, *ch.*, *phytolaccacées*, *ph.*, *aizoacées*, *aiz.*, *illécébrées*, *ill.*, *portulacées*, *por.*, *caryophyllées*, *car.*; proportionnellement à l'importance relative que nous leur avons reconnue à notre point de vue tout spécial.

Deux lignes obliques y représentent l'influence graduellement croissante ou décroissante des deux types spermodermiques structurés. L'une, à double trait, CH, marque l'influence décroissante du type *chénopodique*, depuis les *chénopodiées* où elle a son maximum, jusqu'aux *caryophyllées* où elle finit par devenir nulle. L'autre, pointillée, CA, traduit l'envahissement croissant du type *caryophyllique* depuis les *chénopodiées*, où son action est presque nulle, jusqu'aux *caryophyllées*, où il finit par rester seul maître du terrain.

Cette double influence se mesure, pour chaque famille, par la valeur des ordonnées ou droites élevées perpendiculairement sur la ligne des abscisses jusqu'à leur point d'intersection avec chacune des deux lignes obliques.

Il va sans dire que ce graphique n'est nécessairement qu'approximatif et n'a d'autre but que de montrer, d'une façon tangible, la résultante globale de nos observations.

On le voit d'après ce tracé, les *chénopodiacées* et les *caryophyllées* n'acceptent guère de compromis et se rangent assez franchement sous leur type spécifique.

Les familles intermédiaires, moins intransigeantes, oscillent de l'un à l'autre, adoptant parfois les livrées des *chénopodiées*, se couvrant parfois du manteau des *caryophyllées*, ou, ce qui est plus fréquent encore, combinant les deux types dans une synthèse hybride, souvent très riche de détails.

Ces variations, qui au point de vue histologique ne sont d'ailleurs que superficielles, n'ont rien qui doive étonner.

Au contraire, s'il est quelque chose digne de remarque, c'est bien plutôt la permanence du type fondamental, qui, presque inaltérable dans sa trame essentielle, se prête comme une cire molle aux plus merveilleuses façons de détails secondaires.

Outre la réduction facile à un schéma commun plus simple des deux schémas structurés dont nous avons dû jusqu'ici exalter les notes différentielles, ceux-ci traduisent, même dans le cas où l'hypothèse d'une indépendance mutuelle présenterait à première vue quelque probabilité, un tel ensemble de caractères communs qu'on ne peut, après plus ample information, se refuser à les considérer comme les variantes extrêmes d'un type essentiellement identique, dont la plasticité remarquable permet l'adaptation rigoureuse aux conditions qui en règlent l'évolution. Notons l'homologie complète des assises cellulaires qui les constituent, la coloration toujours semblable des membranes et du contenu des cellules de la couche épidermique, la similitude des substances que l'analyse microchimique y décèle, l'analogie des processus de leur évolution, la présence, à la maturité, d'une matière homogène de nature identique dans la cavité cellulaire des assises, *a*, du tégument externe et, *b'*, du tégument interne, la localisation des cristaux d'oxalate calcique, dans l'assise *b* du tégument externe, l'autonomie conservée jusqu'à la maturité des deux téguments ovulaires, la constance des trois cuticules *c*, *c'*, *c''*, qui les isolent l'un de l'autre et des organes limitrophes, l'amande et le péricarpe; nous pourrions ajouter l'analogie complète dans la structure de la graine, dans l'organisation de l'ovule, dans les phénomènes évolutifs de ce dernier.

Pendant que le caractère spermodermique intime évolue, dans le sens indiqué, des *chénopodiées* aux *caryophyllées*, une évolution parallèle se constate dans les caractères macroscopiques tirés de la fleur et de l'ensemble du végétal. Peut-on nier qu'il y ait là une manifestation de la loi de corrélation des organes et d'adaptation?

Nous espérons pouvoir en fournir la preuve en examinant non pas les milliers d'espèces végétales que les botanistes ont rangées dans les *cyclospermées*, mais les représentants variés, et assez nombreux du reste, dont l'étude nous a suggéré les considérations générales qui précèdent, et qui sont réellement des conclusions anticipées.

Nous faisons des réserves expresses au sujet des *batidées*, que nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier, et des *podostomées*, qui nous ont également fait défaut. Nous ne connaissons des téguments séminaux de celles-ci

que ce que nous en apprend le travail de Richard Cario, sur le *Tristichia hypnoïdes* (1). Quant aux *nyctaginées*, l'examen le plus superficiel leur fait refuser une place dans les cadres du groupe naturel dont il s'agit ici.

DIVISION.

I. Dans une première partie, *anatomo-génétique*, à laquelle nous laisserons autant que possible un caractère purement descriptif, nous rechercherons la structure spermodermique, tant au point de vue histologique qu'au point de vue cytologique, dans un nombre d'espèces suffisant pour autoriser des conclusions d'une portée générale.

Nous aurons soin, chaque fois qu'il sera utile et que les matériaux d'étude nous l'auront permis, de rattacher le spermoderme définitif à ses générateurs, les téguments ovulaires.

L'esquisse rapide des principales étapes de l'évolution de l'ovule jusqu'à la maturation de la graine, au moins dans quelques types choisis, nous permettra, en élargissant un peu le cadre de notre travail, de recueillir, par surcroît, les éléments d'une étude complète de la graine des *cyclospermées* et de faciliter, par l'intelligence de l'ensemble, la saine interprétation des parties.

II. La seconde partie, *cyto-génétique*, résumera nos observations sur les phénomènes cytologiques qui ont pour siége l'assise épidermique, seule particulièrement intéressante à ce point de vue, depuis le jeune âge des cellules jusqu'à leur épanouissement complet.

La structure intime des membranes, leur formation, leur composition chimique nous occuperont plus spécialement.

La similitude de ces phénomènes dans presque toute l'étendue du groupe des *cyclospermées* nous permettra d'en synthétiser l'exposé, en les envisageant surtout dans quelques types, que la partie descriptive nous aura révélés comme plus favorables à cette étude.

(1) Anatomische Untersuchung von *Tristichia hypnoïdes*, Spreng. Inaug. Dissert., Göttingen, 1881.

PREMIÈRE PARTIE.

Étude anatomo-génétique

DES TÉGUMENTS SÉMINAUX DES CYCLOSPERMÉES

Les considérations qui précèdent nous ont montré le chemin comme à vol d'oiseau. En le suivant, nous n'aurons qu'à recueillir peu à peu, sans crainte de nous égarer, les faits précis qui justifieront nos préliminaires et nous autoriseront à formuler plus tard des conclusions d'un ordre plus particulier.

I. OBJET.

La loi de corrélation rigoureuse et de dépendance mutuelle qui enchaîne tous les êtres vivants, qui préside à leurs associations et règle jusqu'aux détails les plus minutieux de leur organisation individuelle, impose à qui veut entrer dans l'intelligence d'un objet quelconque de la nature vivante, le devoir de sortir des limites étroites de l'observation de cet objet pour interroger ses voisins naturels et en obtenir des renseignements que lui-même se refuse souvent à donner.

L'étude d'une collectivité donne un commencement de connaissance des individus et empêche les cas monstrueux, qui ont généralement le privilége de fixer les premiers l'attention, d'égarer l'esprit et de fausser les appréciations.

Pour amener des résultats durables, les recherches doivent être comparées et suffisamment étendues pour rendre l'induction légitime. Trop limitées, elles conduisent à des conclusions que d'autres se chargent bientôt de renverser, comme nous en avons rencontré plusieurs fois la preuve pendant nos présentes recherches. C'est pourquoi, nous laissant guider docilement par le sujet lui-même, nous l'avons suivi jusqu'aux limites qu'il s'est lui-même assignées, et que parti des *chénopodiées* nous nous sommes trouvé finalement chez les *caryophyllées*, passant constamment des téguments séminaux à la graine et de celle-ci à l'ovule par une infinité de détours.

Pendant ces observations, les points qui ont surtout fixé notre attention, sont :

Principalement :

1° L'histologie du spermoderme à la maturité de la graine

a) dans son ensemble,

b) dans son assise épidermique la plus différentiée.

2° L'histogénie du spermoderme.

Accessoirement :

3° L'anatomie de l'ovule.

4° L'anatomie de la graine.

5° L'influence sur le spermoderme des organes limitrophes : péricarpe et périanthe.

Sans négliger aucun de ces points dont la recherche ne saurait manquer d'intérêt dans un groupe de plantes relativement peu étudiées jusqu'ici sous ces multiples aspects, nous nous attacherons surtout, vu le but cytologique que nous poursuivons, à dépeindre la physionomie variée des cellules de l'assise épidermique, pour faire en quelque sorte l'inventaire des richesses que le micrographe peut y exploiter et en prendre possession comme objets d'étude de la seconde partie de notre travail.

De par ce programme, les détails cellulaires que nous nous bornerons à noter dans cette première partie, ne franchiront guère les limites de ce qui pourrait s'appeler la morphologie de la cellule. Néanmoins, on trouvera peut-être, que même à cette zone relativement superficielle de l'analyse cytologique, les téguments des *cyclospermées* ne méritaient pas d'être presqu'entièrement négligés, comme ils l'ont été jusqu'à ce jour.

II. MÉTHODE.

Dans l'étude dont nous venons de tracer le plan, nous nous adresserons spécialement à des graines dont la maturité n'est pas absolument complète, ou qui du moins n'ont pas encore subi cette dessiccation profonde qui marque le terme des transformations dont elles sont le siége et qui, en contractant le spermoderme, le rend dur, cassant, difficile à travailler, obscur dans sa structure, presque indéchiffrable dans ses détails. Cette dernière phase de l'évolution du spermoderme, en lui conférant la plénitude de ses facultés protectrices, inaugure chez les cellules qui le constituent une ère de décrépitude, présage de mort prochaine.

De plus, l'accumulation des substances de réserve dont se gorge l'endosperme, ne prenant fin que très tardivement et se continuant encore bien après que les membranes déjà profondément différentiées des cellules de l'assise épidermique du spermoderme ont cessé d'être extensibles, il arrive finalement que les couches parenchymateuses sous-jacentes se trouvent prises dans un étau. Subissant alors, sans pouvoir s'y soustraire, la poussée centrifuge de l'endosperme qui se dilate, elles se déforment, s'écrasent et s'atrophient au point que leur existence peut être compromise ou tout au moins rendue douteuse dans les observations cursives, si elles n'ont conservé des enclaves résistantes qui les soustraient à l'effacement complet.

Il est bien vrai que, dans les cas où ces éléments ont le plus souffert, des réactifs judicieusement employés sur des coupes minces peuvent rendre à leurs débris certains des caractères qu'ils ont perdus et lever tout au moins le doute qui pèse sur leur existence; mais il est plus sûr et plus avantageux d'en faire la connaissance avant qu'elles n'aient couru les risques d'un anéantissement apparent, que plus d'un auteur a réputé réel.

C'est assez dire conséquemment que nous avons dû écarter systématiquement, comme objet d'étude, si ce n'est à titre de contrôle, toute graine entrée définitivement dans sa phase de vie latente, toutes les fois qu'il nous a été possible de lui substituer des matériaux moins revêches.

Nous avons réussi à recueillir une assez riche collection de ceux-ci, en nous occupant d'une manière suivie pendant une année, de glaner de droite et de gauche et à des époques variées, des sommités fleuries et fructifiées des représentants les plus divers des *cyclospermées*. Leur conservation dans l'alcool nous a mis entre les mains les éléments nécessaires à la reconstitution de la série complète des phénomènes évolutifs du tégument de la plupart des espèces, depuis l'ovule jusqu'à la graine mûre. Celle-ci, bien qu'en possession de son organisation définitive, conserve, de par son immersion dans l'alcool, qui la déshydrate sans lui permettre de se dessécher, une plasticité très utile pour la confection des coupes minces, indispensables pour l'étude.

Enchassées dans la moelle du sureau, on les débite en effet facilement avec le rasoir, à main levée. Tout au plus est-il avantageux d'enrober, dans la gomme arabique, les graines de certaines espèces dont la surface particulièrement lisse, donne peu de prise à la moelle de sureau, ou d'autres dont l'extrême petitesse amène le même résultat.

Nous avons généralement préféré ce procédé simple et expéditif à d'autres plus compliqués que comporte également la technique micrographique, mais auxquels on ne doit se résigner, selon nous, que lorsque celui-là est insuffisant, en raison des difficultés spéciales qui, parfois, se présentent de la part des objets.

Les coupes ainsi obtenues se laissent rarement analyser à frais.

L'introduction sous le couvre-objet d'une solution diluée de potasse, qui gonfle, puis dissout partiellement la fécule, substance habituelle de réserve de l'endosperme dans les végétaux qui nous occupent, permet aux tissus du spermoderme de sortir, en partie, de l'état de contraction auquel ils ont dû se plier.

L'eau de javelle (hypochlorite de potasse) survenant ensuite, et éliminant, en même temps que le protoplasme, jusqu'aux dernières traces de la fécule préalablement attaquée par la potasse, donne aux tissus toute la clarté désirable. Il ne reste plus qu'à colorer en jaune par l'iode les cuticules qui peuvent s'y trouver, pour obtenir des préparations instructives, qui ne cachent plus rien de ce que réclame une étude purement histologique du spermoderme. Une seule précaution reste à prendre. C'est de rechercher les endroits où aucun élément étranger ne vient, par ingérence, modifier la structure propre à l'organe en question.

A cet égard, il faut particulièrement se défier du voisinage de la chalaze, où la transition qui s'établit entre les téguments et la base funiculaire de la graine introduit des éléments qui n'appartiennent plus au spermoderme comme tel.

Il en est de même des abords du micropyle, où des exigences spéciales provoquent des détails tégumentaires particuliers dont l'importance est souvent plus considérable que dans les plantes qui nous occupent; mais qui, même chez elles, ne peuvent pas être négligés.

C'est donc seulement dans la zone intermédiaire entre ces deux endroits critiques, que le spermoderme laissé à lui-même et assujetti aux seules exigences de son rôle habituel, revêt les caractères que l'on peut considérer comme normaux.

Ce sont ceux-là qui sont comparables d'une espèce à l'autre; c'est à eux que nous nous attacherons dans nos observations, sans cependant nous refuser les éclaircissements que peuvent parfois fournir les endroits mentionnés plus haut, pour l'interprétation des cas obscurs ou la réduction au type fondamental des espèces aberrantes.

Quant aux ovules, la réalisation du but que nous nous sommes proposé n'ayant pas d'autres exigences, nous nous sommes généralement borné à les rendre transparents, par l'élimination de tout contenu cellulaire, à la faveur de l'action simultanée ou successive de la potasse et de l'eau de javelle.

Rien de plus facile que de prendre alors de ces ovules des coupes optiques, préférables en tous points aux coupes réelles, que l'on n'obtiendrait qu'avec infiniment de difficultés suivant leur plan de symétrie et qui ne garderaient qu'avec peine la position relative de leurs parties constitutives.

On sait que ces ovules, très similaires dans leur tout jeune âge, ne prennent que plus tard les caractères morphologiques que l'on pourrait appeler spécifiques. Nous voulons dire ces mille petits riens tels que la forme des contours extérieurs, la courbure plus ou moins prononcée du nucelle, l'importance et le développement relatif des deux téguments, l'épaisseur, la longueur du funicule, la disposition des tissus chalaziens, la forme du sac embryonnaire, etc.; toutes choses qui, sans empêcher l'ovule de rester campylotrope et bitégumenté, impriment néanmoins à chacun une physionomie spéciale suffisante pour qu'il soit souvent possible de les déterminer spécifiquement aussi aisément que les plantes adultes qui les portent.

C'est généralement vers le moment de la fécondation que l'ovule, ainsi spécifiquement constitué, revêt les caractères différentiels les plus tranchés. Aussi est-ce habituellement cette étape que nous avons recherchée pour en fixer les traits par la gravure.

Entre la fécondation de l'ovule et la maturité de la graine, se déroule la série complexe des phénomènes évolutifs de l'organe. Particulièrement intéressants dans la couche épidermique du spermoderme, ils donnent la clef de la structure organique intime des membranes épaisses qui s'y rencontrent, rendent compte de la valeur de leurs ornements variés et ne manquent pas de fournir des renseignements précieux sur la nature chimique de ces objets complexes.

Leur étude a naturellement sa place marquée dans la seconde partie de notre mémoire, où nous avons crû avantageux de grouper les observations d'un caractère plus intime, pour en débarrasser nos recherches histologiques et en faciliter la marche.

La clarté de l'exposé ne peut qu'y gagner. De plus, ces recherches cytologiques requérant une méthode spéciale, des procédés plus délicats, un outillage plus parfait, ne peuvent que difficilement être menées de pair avec l'analyse histologique, moins exigeante sans doute en elle-même, mais

néanmoins encombrante, en raison du grand nombre de végétaux qui se rangent sous l'étiquette commune de *cyclospermées*.

Toutefois pour éviter les inconvénients d'une répartition trop exclusive des deux séries d'observations et prévenir la lacune qui résulterait dans cette première partie de l'écartement systématique de toute étape transitoire du développement spermodermique entre l'ovule et la graine, nous n'avons pas négligé d'esquisser de temps en temps celles qui fixent la marche habituelle du processus ou qui facilitent l'intelligence de certaines anomalies.

III. OBSERVATIONS.

C'est dans les planches qui accompagnent ce mémoire que l'on trouvera le véritable exposé de nos observations.

Dans leur exécution, nous n'avons ménagé ni notre temps, ni nos soins pour reproduire avec précision ceux des objets de notre étude qui se recommandent par l'intérêt plus grand qu'ils présentent au point de vue de l'intelligence de la structure du spermoderme dans les *cyclospermées*.

C'est de cette façon que nous croyons pouvoir associer le plus avantageusement le lecteur à nos recherches, sans demander autre chose qu'un examen attentif des objets rendus comparables par la technique que la nature des recherches réclame.

Notre rôle se bornera donc dans les pages qui vont suivre à diriger cet examen, en fournissant sur l'origine des figures et leur enchaînement, les renseignements indispensables.

Dans l'exposé, nous suivrons l'ordre indiqué sommairement dans le tracé synthétique de la FIG. 4, PL. I, auquel nous avons déjà fait allusion.

Pour rendre nos figures plus aisément comparables, nous avons toujours, sauf indication contraire expresse, reproduit sous un même grossissement les objets de même ordre :

obj. D × oc. 1 ZEISS, pour les ovules.
» A × » 2 » pour les coupes de graines.
» D × » 2 » pour les portions plus grossies du spermoderme et leurs détails cytologiques.

A. Chénopodiacées.

Les *chénopodiacées* entendues dans le sens large des auteurs modernes et comprenant, outre les *basellées*, les *chénopodiées* ou *salsolacées*, les *amarantées*, les *gomfrénées* et les *célosiées*, offrent dans la structure de leurs

téguments séminaux une analogie frappante, qui se poursuit jusque dans les particularités cytologiques les plus intimes. Cette analogie basée, hors les cas d'atrophie, sur l'adoption constante et presque exclusive des caractères du type *chénopodique*, que nous avons schématisé dans la FIG. **2**, laisse place cependant à des nombreuses variations de détails.

Nous examinerons successivement quelques genres de ces diverses tribus, en accordant une place de choix aux *chénopodiées*, qui nous entourent de plus près par leurs nombreuses espèces indigènes et chez lesquelles on rencontre, du reste, les détails cytologiques les plus intéressants du type.

1° *Chénopodiées.*

Cette tribu comporte un grand nombre de genres, qui, en raison de la nature variée de leur péricarpe, présentent des différences qui paraissent essentielles à première vue, mais qui, de fait, sont plus apparentes que réelles; comme le prouve leur réduction facile à un schéma commun très simple, celui de la FIG. **1**, après que l'analyse a permis d'en retrouver les éléments homologues.

A ce point de vue, on pourrait subdiviser les genres de cette tribu en deux groupes : les uns à péricarpe herbacé, les autres à péricarpe ligneux. Cependant, comme d'autres circonstances modificatrices provoquent souvent des perturbations aussi grandes, parfois même dans les diverses graines d'une même plante, ce principe de subdivision se trouve faussé et, en perdant de sa rigueur, perd aussi de son importance. Néanmoins, nous nous laisserons guider par lui, dans une certaine mesure, et nous ne manquerons pas d'en tenir compte dans les considérations générales que soulèvera la revue de l'ensemble de ces particuliers.

a) Genre Chenopodium.

§ 1. *L'ovule et ses téguments.*

Le rang de chef de file que nous voulons conférer au genre *Chenopodium* réclame en sa faveur des développements plus étendus, que son importance autorise d'ailleurs et dont pourront profiter ceux qui, constituant son entourage naturel, présentent des caractères généraux de parenté étroite avec lui.

La graine des *Chenopodium*, toujours de forme arrondie, (vue de face,

FIG. **11**,) lenticulaire, plus ou moins aplatie, (en coupe, FIG. **19** et **28**,) et couchée horizontalement dans le péricarpe mince, herbacé (en coupe, *pic.*, FIG. **25** et **32**), qui l'étreint étroitement, présente une surface généralement lisse, FIG. **19**, (*Chenop. murale*,) rarement un peu tourmentée, (*Chenop. hybridum*,) FIG. **28**, d'une couleur uniforme, qui se fonce graduellement à la maturité en passant par toutes les nuances intermédiaires, du jaune au brun, au rouge-brun, au brun-noir, teinte définitive.

Comme le montre la FIG. **11** empruntée, dans l'espèce *murale*, à un ovule qui, bien que n'étant encore qu'à l'étape des premières segmentations de l'oosphère, affecte déjà, à part les dimensions, l'aspect morphologique de la graine mûre, le micropyle et la chalaze fort rapprochés n'altèrent que très légèrement la régularité de son contour circulaire, qui est marqué entre ces deux points critiques d'une petite échancrure occupée par le funicule, *fn*, Celui-ci est replié brusquement sous la graine et écrasé entre elle et la base du péricarpe, au milieu de laquelle il s'insère.

Le péricarpe issu de deux feuilles carpellaires concrescentes : *fc*, FIG. **5**, avant leur soudure au sommet; FIG. **6**, au moment de leur soudure pour fermer la cavité ovarique, conserve toujours le style bifide du pistil jeune, FIG. **7**, reste herbacé jusqu'à la maturité, *pic.*, FIG. **25** et **32**, et est conséquemment facteur presqu'insignifiant dans la protection de l'embryon, malgré sa persistance autour de la graine. Cette graine provient d'un ovule campylotrope qui, représenté sous sa forme mammelonnée la plus jeune, *ovu.*, FIG. **5**, et au moment de l'apparition des téguments, FIG. **6**, se montre d'abord dressée dans l'ovaire jeune, FIG. **7**, se courbe bientôt sur lui-même, FIG. **8**, pour se tordre ensuite sur son funicule, FIG. **10**, et prendre plus tard, en même temps qu'une forme plus arrondie, FIG. **11**, sa position horizontale définitive.

L'ovule est bitégumenté; chacun des deux téguments est formé dès son apparition, FIG. **6**, de deux assises de cellules qui, toujours exemptes de cloisonnements tangentiels, cessent bientôt de se cloisonner radialement et ne font plus que grandir pour suivre l'élargissement de l'amande jusqu'à la maturité de l'organe.

La primine ou tégument externe, *te*, n'est le siége d'aucune résorption; elle conserve ses deux assises cellulaires dont les éléments maintiennent d'une assise à l'autre la disposition alterne qu'ils ont dès le début. L'assise externe prend rapidement un développement radial plus grand; elle est recouverte naturellement d'une cuticule, *c*, mince et homogène.

La secondine ou tégument interne, *ti*, présente dans ses éléments la même disposition alterne que plus haut, elle ne prend guère de développement radial, une cuticule, *c'*, la recouvre et l'isole du tégument externe, FIG. **8**, en coupe longitudinale; FIG. **9**, en coupe transversale d'un ovule du même âge, au niveau de la flèche dans la FIG. **8**. L'alternance qui existe entre les éléments des deux assises cellulaires d'un même tégument, ne se poursuit pas d'un tégument à l'autre, ce qui rendrait leur distinction facile, même à défaut de cuticule séparatrice. Cette observation est de la plus haute importance pour l'interprétation dans une foule de cas.

Une troisième cuticule, *c''*, recouvre le nucelle auquel elle appartient et l'isole de la secondine sur presque tout son pourtour. Par sa permanence jusque dans la graine mûre, elle établit entre l'amande et le spermoderme une ligne de démarcation très nette qui ne saurait jamais être méconnue.

Le spermoderme issu, comme il vient d'être dit, des deux téguments distincts de l'ovule, *te*, *ti*, n'est fixé qu'un peu plus tard dans sa trame cellulaire définitive, par l'atrophie et la résorption de la couche externe, *a'*, du tégument interne. Cette couche dépouillée bientôt de tout contenu cellulaire, s'infléchit, s'écrase et devient méconnaissable au point qu'on serait peut-être autorisé à la nier, si l'on n'en avait reconnu la présence constante dans l'ovule. A part cette résorption, le spermoderme n'est plus assujetti dans la suite qu'à des différentiations cytologiques qui en respectent l'ordonnance générale.

Il comporte essentiellement trois assises cellulaires, dont deux appartiennent au tégument externe, la troisième seulement au tégument interne. L'autonomie des deux téguments se conserve jusqu'à la maturité de la graine, grâce à la cuticule qui les sépare et qui, pour perdre parfois localement un peu de sa netteté, ne cesse cependant jamais de pouvoir être mise en évidence par des colorants appropriés, sur des coupes convenablement traitées.

On peut aisément s'assurer par l'examen de la FIG. **11**, que les tissus conducteurs du funicule ne franchissent pas les limites du domaine étroit de la chalaze. Ils s'y arrêtent brusquement, sans tenter de s'étendre, fût-ce même sous une forme atténuée, dans les téguments. Il n'y aura donc pas lieu de les rechercher, ni de s'en préoccuper à propos du spermoderme. Cette observation a du reste une portée tellement générale que nous pouvons dès maintenant l'étendre à toutes les *cyclospermées* que nous avons rencontrées.

La différentiation qui atteint l'assise interne, *b'*, est, cytologiquement, peu importante ; elle consiste uniquement dans une striation très délicate de la membrane secondaire, étendue habituellement à toutes les faces de la cellule, FIG. **34** et **35**, sur les faces tangentielles ; FIG. **18**, **21**, **25** et **33**, pour n'en citer que quelques-unes dans des espèces variées, sur les faces radiales, et qui n'est pas sans action, si minime soit-elle, sur la conservation de cette assise dans le spermoderme définitif. Le facteur vrai et le plus important de cette conservation nous paraît être la présence permanente, dans les cellules de cette assise, d'une substance homogène identique à celle qui remplit les cavités cellulaires de l'assise épidermique du spermoderme et au sujet de laquelle nous reviendrons. Cette substance, par ses caractères, confère certainement aux cellules qui la possèdent des propriétés qui augmentent singulièrement leur faculté protectrice.

Au point de vue spermodermique, au contraire, les striations de l'assise *b'* ont une importance majeure ; car, par leur constance dans le spermoderme de la grande majorité des *cyclospermées*, elles constituent peut-être le caractère le plus stable, sinon le plus apparent, du type *chénopodique*.

L'assise interne, *b*, du tégument externe, n'est assujetti à aucune différentiation sensible. L'apparition précoce de grains de fécule dans les cellules, la cristallisation d'oxalate calcique qui s'y produit, la vitalité qu'elles accusent pendant toute la durée du développement de l'organe, expliquent néanmoins leur conservation, malgré la faiblesse relative de leurs membranes qui restent cellulosiques.

La différentiation a une importance cytologique et fonctionnelle beaucoup plus grande dans l'assise, *a*, externe ou épidermique. Les cellules s'accroissent rapidement, surtout dans le sens radial, et présentent d'abord un protoplasme abondant qui ne tarde pas à devenir vacuoleux, FIG. **12**. La fécule qui y apparaît ensuite, FIG. **13**, devient plus tard très abondante, FIG. **17**.

Jusque là, les membranes tant radiales que tangentielles de ces cellules prismatiques sont restées minces. Les premières traces d'épaississement apparaissent sur leur face externe exclusivement et s'y traduisent bientôt sous la forme de petites papilles coniques très rapprochées, quoique bien distinctes, et à peine légèrement en contact par leur base, qui hérissent la membrane primitive et la font ressembler à une rape.

Présentées en coupe, dans leur situation normale, en contact intime avec un protoplasme dense et féculent, dans la FIG. **14**, ces papilles ou villosités cellulosiques sont présentées de face, vues d'en-dessous, dans la

FIG. **15**; débarrassées du protoplasme qui les baigne et vues obliquement, en perspective, dans la FIG. **16**.

L'épaississement centripète qui se poursuit ensuite et dure longtemps amène la formation d'une infinité de minces couches concentriques reconnaissables à la striation très nette de la grosse membrane secondaire, m'', qui en résulte. Pendant une bonne partie de la durée du phénomène, toutes ces couches en se déposant successivement sur la surface papilleuse primitive, s'y moulent d'une manière rigoureuse, à la façon d'un dépôt galvanique sur une médaille, et en conserve scrupuleusement le relief, comme le montrent les FIG. **20** et **24**, où le résultat de ce processus régulier se traduit, sur la coupe de la membrane, par les sinuosités de la limite interne. Ce n'est que vers la fin du phénomène d'épaississement que les couches nouvelles s'affranchissent progressivement de la direction qui leur était imprimée, prennent une allure de plus en plus régulière et finissent par donner à la membrane une limite interne légèrement et régulièrement curviligne, FIG. **18**, **21** et **25**.

Entre temps le protoplasme perdant progressivement sa fécule, devient insensiblement plus homogène et se trouve finalement transformé en une substance de couleur brune, sans structure visible, d'aspect vitreux ou résineux, qui, sans pouvoir être réputée solide, présente la consistance indécise d'une gélatine capable de conserver, après son morcellement, des arêtes vives dans ses parties.

Cette substance, à l'analyse de laquelle nous ne pouvons nous arrêter maintenant, continue à remplir la cavité cellulaire après que la vie s'y est éteinte.

Cette cavité, déjà beaucoup réduite par l'épaississement centripète de la membrane, est encore rendue plus étroite ultérieurement, par la poussée centrifuge qu'exerce l'endosperme en se gorgeant de substances de réserve, et qui provoque des plissements, FIG. **21** et **25**, dans la partie inférieure restée mince des membranes radiales des cellules épidermiques.

C'est ainsi que les choses se passent habituellement, normalement pourrait-on dire.

Exceptionnellement au contraire, dans certaines circonstances que nous n'avons pas cherché à déterminer, cette substance s'accumule outre mesure en des plages plus ou moins larges et diversement situées du spermoderme, et provoque la rupture violente des membranes radiales en leurs points les plus faibles. Il en résulte, au sein même de l'assise épidermique, comme la

FIG. **31** en donne un exemple en *o*, un syncytium dense et homogène, qui, gagnant de proche en proche et s'amplifiant parfois démesurément en épaisseur, refoule d'une manière irrésistible les parties connexes et particulièrement l'endosperme, encore mou généralement quand ce processus pathologique se produit avec le plus d'intensité, et, par le désordre qu'il introduit dans l'économie de la graine jeune, en compromet souvent le développement et la fertilité.

Ce cas pathologique n'est pas rare. Fréquent même dans certaines espèces de *Chenopodium*, où il constitue comme une tare constitutionnelle, il se retrouve encore par ci, par là, dans les autres *cyclospermées* les plus diverses, et y revêt des caractères particuliers qu'il sera peut-être utile de relever plus d'une fois encore dans la suite.

§ 2. *Différentiation stalactiforme*.

Il reste à faire au sujet de la membrane secondaire des cellules épidermiques des observations auxquelles nous attachons une grande importance, eu égard à la récurrence fréquente, dans le spermoderme des *cyclospermées*, des détails cytologiques qui en font l'objet.

Nous voulons parler surtout de la différentiation que nous avons appelée *stalactiforme* et considérée comme le caractère le plus saillant du type *chénopodique*.

Solidaire de la constitution papilleuse des premiers dépôts cellulosiques, générateurs de la membrane secondaire, cette différentiation se traduit principalement, dans les parties de la membrane qui la subissent, par une réfringence plus grande et une coloration plus foncée; deux caractères suffisamment accusés pour que l'observation s'en impose à première vue.

En même nombre et en relation directe avec les papilles cellulosiques primitives, les travées plus ou moins parallèles qui en résultent s'avancent de proche en proche dans la membrane, à partir de la cuticule externe, à la façon des stalactites, qui, fixées à une voûte, s'accroissent par dépôts successifs qui en amènent surtout l'allongement. Ce terme de comparaison serait assez juste, si ces travées n'étaient engagées dans la substance membraneuse continue dont elles ne sont que des portions modifiées, et sur le fond moins nuancé de laquelle elles ne se détachent jamais que sous la forme de traits estompés, plus ou moins larges et mal définis, *st*, FIG. **18**, **20**, **21** et **25**.

Leur allongement, toujours un peu en retard sur l'épaississement de la membrane, n'atteint pour ainsi dire jamais la limite interne de celle-ci, même après la cessation du phénomène d'épaississement. Elles ne dépassent habituellement pas la zone assez mal délimitée, où les couches minces et concentriques de la membrane secondaire accusent, vues en coupe, une disposition ondulée. On peut trouver dans ce fait une preuve de plus en faveur de leur connexion intime avec ces ondulations et conséquemment aussi avec les papilles primitives qui les ont provoquées.

Ces travées stalactiformes n'ont aucun rapport de nature, de lien ou de dépendance quelconque, avec la cuticule externe, *c*, qui, toujours mince et homogène dans toute son étendue, accuse seule des caractères réellement cuticulaires et s'isole toujours avec la plus grande aisance de la membrane sous-jacente, dont la masse est essentiellement cellulosique.

Que les travées ne soient que des portions plus différentiées de celle-ci, l'eau de javelle le prouve en leur enlevant aisément la coloration plus foncée et la réfringence particulière qui constituent leurs caractères distinctifs.

Après l'action de ce réactif, dont les résultats complets se font d'autant plus attendre que la modification est plus invétérée, la membrane secondaire devenue uniformément incolore ne traduit plus que la trame assez homogène de ses couches concentriques, ondulées, sur la coupe, dans la zone la plus âgée, plus régulières dans la partie interne.

Ainsi traitée elle semble exclusivement cellulosique.

Les FIG. **23** et **27** représentent des étapes transitoires de cette action progressive, dans des cellules empruntées à des espèces différentes et à des endroits divers du spermoderme. On y voit que les travées stalactiformes, attaquées par le réactif d'abord dans leurs parties périphériques, subissent comme une fonte, à laquelle leur partie axile et supérieure est la dernière assujettie. Remarquons cependant que ces résultats ne s'obtiennent que sur des membranes préservées de la dessiccation finale, plus aisément pénétrables conséquemment par le réactif.

Sur des membranes préalablement desséchées, ces résultats peuvent être intervertis, comme dans la FIG. **37**, parce que l'action du réactif n'y est plus réglée uniquement par la résistance relative des diverses parties de la membrane, mais bien plutôt par les progrès lents de l'envahissement de celles-ci par le réactif qui la baigne d'abord par ses contours accessibles et ne réussit qu'à la longue à l'imprégner jusqu'au centre.

Dans les conditions normales d'expérience déterminées plus haut, l'eau

de javelle détruit complétement l'œuvre de différentiation suivant un processus diamétralement inverse du sien, et nous rend les membranes telles qu'elles auraient été si elles n'y avaient jamais été assujetties.

Est-ce à dire que cette différentiation se réduit à une question de coloration et de réfringence connexe?

Non, nous croyons qu'il y a plus que cela, mais ce n'est pas le lieu de prouver cette affirmation et d'établir la nature et les agents réels de cette différentiation; la place en est marquée dans la seconde partie de ce travail, pour laquelle nous voulons réserver les questions d'ordre chimique et de structure intime des membranes.

Cependant dans le seul but de mieux marquer encore la vraie valeur morphologique de ces stalactites, qu'il nous soit permis de noter en passant l'action de l'acide chromique sur ces membranes, lorsqu'elles sont définitivement constituées, et, mieux encore, lorsqu'elles ont subi la dessiccation qui se produit normalement chez elles, lorsque les graines sont entrées dans la période de la vie latente.

Cet acide, concentré, est susceptible de les dissoudre totalement, si on lui en laisse le temps; mais cette action n'est ni instantanée ni uniforme vis-à-vis de toutes les parties de la membrane. Son premier effet est d'en corroder les portions les moins différentiées, en ménageant les autres pour les isoler. Les stalactites, *st*, FIG. **40**, deviennent ainsi partiellement libres et accusent, par leur résistance plus énergique à la corrosion du réactif, tout au moins une condensation plus grande de la substance de la membrane, si non une constitution chimique partiellement différente.

Nous rechercherons plus tard si cette seconde hypothèse n'est pas la bonne; pour le moment, il suffit d'avoir établi l'autonomie relative de ces stalactites, pour en marquer la valeur comme élément morphologique de la cellule.

Pour continuer de suite à en noter les caractères généraux à ce point de vue restreint, ajoutons que la différentiation qui leur donne naissance semble procéder par étapes et intéresser successivement des zones entières *e*, *e'*, *e''*, *e'''*, FIG. **21** et **23**, de la membrane, où l'intermittence du phénomène se traduit par une succession de bandes parallèles diversement nuancées et qui, se poursuivant au-delà des limites internes des stalactites, semble prouver que l'intermittence existe d'abord dans les phénomènes d'épaississement de la membrane et n'a que son contre-coup dans la différentiation secondaire qu'elle subit ensuite.

L'examen de la face externe des cellules épidermiques ou de leurs sections tangentielles, réelles ou optiques, nous révèle sur la forme et les rapports mutuels des stalactites des renseignements que nous croyons avantageux d'envisager, dès maintenant, d'une façon plus générale que ne le comporte le seul genre *Chenopodium*, pour ramener plus tard à des données connues les cas particuliers que notre exposé ultérieur nous fera rencontrer.

Extrêmement nombreux et variés, les aspects que l'on observe dans ces conditions peuvent se ramener à trois que nous avons schématisés dans la FIG. **41**.

Rondes ou polygonales en section transversale, dans le premier cas, *A*, les stalactites peuvent prendre des aspects lobés, comme en *B*, tout en restant dans ces deux cas, indépendantes les unes des autres. Dans un troisième cas, *C*, elles forment, sur la section, un véritable réseau.

Ce troisième cas, apparemment bien différent des deux premiers, s'y ramène aisément néanmoins, si l'on considère que les corps cylindriques figurés en coupe, en *A*, pouvant prendre facilement la forme ailée figurée également en coupe, en *C'*, n'ont plus qu'à s'anastomoser entre eux par ces expansions ailées, pour donner naissance à la structure alvéolaire figurée en coupe, en *C*.

Les formes nombreuses de transition qui se rencontrent, tant dans des objets différents que dans les cellules diversement situées d'un même objet et aussi dans le cours du développement d'une même cellule, établissent les rapports les plus étroits entre ces trois schémas et autorisent même leur réduction à un type idéal unique, le premier, *A*, FIG. **41**, le plus simple, d'où les autres procèdent par voie de modification purement accidentelle.

D'après les FIG. **22**, *A*, **26**, *A* et *B*, **36**, *A*, et **38**, empruntées toutes à des espèces variées du genre *Chenopodium*, il est évident que c'est la structure alvéolaire, réticulée en coupe, la plus compliquée conséquemment, qui est généralement adoptée par ces plantes.

L'acide chromique concentré employé sur ces membranes, définitivement constituées, s'attaque d'abord, comme il a été dit plus haut, aux parties non différentiées de la membrane, les parties que l'on pourrait appeler ici intra-alvéolaires.

Les parois alvéolaires elles-mêmes, provisoirement épargnées au contraire par le réactif, peuvent être soustraites à temps à son influence corrosive et conservées isolément, avec la structure qui leur est propre, comme

dans la FIG. **39**, qu'il est bon de rapprocher de la FIG. **40**. Ces deux figures, explicatives l'une de l'autre, ne font que traduire sous deux aspects distincts et complémentaires, en coupe tangentielle et en coupe radiale, l'action du même réactif sur des objets similaires.

D'autre part, l'action de l'eau de javelle sur des membranes non encore définitivement durcies, en s'exerçant d'abord sur les parties les plus délicates ou travées internodales du réseau visible sur la coupe tangentielle de ces membranes, et ménageant provisoirement les parties nodales de ce même réseau, FIG. **22**,*C*, montre la réduction possible de cette structure alvéolaire à la structure plus simple schématisée en *A*, FIG. **41**.

Les FIG. **22**,*B* et **26**,*C*, montrent des étapes intermédiaires de cette fonte progressive.

§ 3. *Caractères différentiels des espèces.*

Ces données générales étant acquises, nous pouvons maintenant en faire l'application méthodique aux espèces de *Chenopodium* qui nous les ont en partie suggérées.

La grande ressemblance spermodermique de ces plantes laisse place cependant à des variations de détails dont les plus marquantes doivent nous arrêter un instant, parce qu'elles créent deux types de structure assez nettement distincts.

1er TYPE. Dans la plupart des espèces étudiées, les travées différentiées de la membrane sont parallèles entre elles et ont toutes leur base sur la face externe des cellules, à laquelle elles restent perpendiculaires.

De plus les couches minces constitutives de la membrane secondaire, ont toute une direction tangentielle. Ondulées dans les deux tiers supérieurs, où la différentiation stalactiforme est plus accusée, elles se montrent de plus en plus régulièrement planes vers l'intérieur, où la différentiation fait défaut ou n'est que légèrement indiquée et tardivement produite.

Dans toutes ces espèces, les cellules épidermiques étant bien nivelées à l'extérieur, la surface de la graine est lisse.

Ce sont ces caractères que traduit, sous un faible grossissement (A × 2) la FIG. **19**, reproduisant une coupe transversale de la graine dans l'espèce *murale*. La FIG. **21** est la reproduction d'une partie plus grossie de son spermoderme, *spd*. La FIG. **20** en reproduit une partie similaire plus jeune, abstraction faite, comme dans les figures présentes et généralement aussi

dans toutes celles qui suivront, du contenu cellulaire éliminé entièrement par la méthode indiquée sommairement plus haut. Dans la FIG. **22** se trouvent représentés divers aspects de la face extérieure des cellules épidermiques du même objet : en *A*, à l'état normal; en *B*, après un commencement d'action de l'eau de javelle; en *C*, après une durée plus longue de cette action. Le même effet partiel du réactif est traduit, sur la coupe, FIG. **23**.

Les caractères de ce premier type sont également reproduits dans l'espèce *fœtidum*, FIG. **18**. Il en est de même dans l'espèce *opulifolium* et beaucoup d'autres auxquelles nous ne nous arrêterons pas. C'est le type le plus fréquemment reproduit.

2me TYPE. Chez le *Chenopodium hybridum* l'aspect profondément différent de l'épiderme spermodermique, vu sous un faible grossissement, FIG. **28**, sur une coupe transversale de la graine, pratiquée suivant la direction de la flèche ➵ I dans la FIG. **11**, tient en premier lieu à ce que la différentiation stalactiforme prend son point de départ non plus seulement sur la face externe des cellules, mais aussi sur les parois latérales, lesquelles prennent l'aspect réticulé que l'on n'observe dans les autres cas que sur la face externe. Ici les travées différentiées convergent de toutes ces parois vers le centre et, en s'y rendant, s'anastomosent entre elles en réseau; ce qui donne à la membrane secondaire définitivement constituée, m'', FIG. **33**, une physionomie absolument différente de celle des autres espèces.

Ce mode particulier et curieux de différentiation est lié à un processus spécial d'épaississement de la membrane secondaire, qui, dans l'espèce en question, se produit, FIG. **29**, pendant la plus grande partie de la durée du phénomène suivant une génératrice conique, dont la membrane de MOHL ou membrane protoplasmatique, *mp*, FIG. **30**, donne une image exacte.

Les bosselures de cette membrane, dans sa partie supérieure conique, expliquent en même temps, nous dirons pourquoi plus tard, les ondulations qu'on observe dans les couches minces successivement formées de la membrane secondaire, m'', et qui, particulièrement visibles, même sur le frais, à la limite interne de cette membrane en voie de formation, FIG. **29**, correspondent mathématiquement avec le relief de la membrane de MOHL.

Plus tard ces couches successives, devenant progressivement moins ondulées, finissent cependant par donner à la membrane secondaire une limite interne qui n'est plus que légèrement curviligne, sur la section radiale, FIG. **32**.

Dans l'étape représentée par cette figure, les membranes secondaires m'', bien qu'ayant acquis leurs dimensions définitives, n'ont pas encore subi, si ce n'est peut-être dans leur partie supérieure, où elle s'accentue plus vite, toute la différentiation dont elles sont susceptibles.

Dans la FIG. **33**, la différentiation est complète. On y remarquera également les plissements dont les membranes primaires, m', restées minces sont affectées, à la suite des circonstances exposées plus haut.

La FIG. **36** représente différents aspects de la face externe des cellules épidermiques : en *A*, l'aspect superficiel normal, alors que la réfringence des parties leur donne une physionomie à part; en *B*, l'aspect d'une coupe tangentielle optique, à une certaine profondeur, après un commencement d'action de l'eau de javelle : les travées stalactiformes y paraissent plus isolées; en *C*, enfin, l'aspect le plus superficiel dans les mêmes conditions; la différentiation s'y traduit avec son caractère réticulé en coupe, alvéolaire donc en réalité.

Le lecteur aura déjà reconnu dans la FIG. **31** la coupe transversale pratiquée suivant la flèche ⇒ II de la FIG. **11**, d'une graine de *Chenopodium hybridum* arrivée à l'étape de développement dont nous avons fixé les caractères spermodermiques, sous un grossissement plus fort, dans la FIG. **29**. Nous n'avons plus à revenir sur la déformation tératologique dont elle était appelée à donner une idée.

On remarquera aussi sur toutes les figures qui se rapportent à cette espèce quelque peu aberrante, et particulièrement sur la figure d'ensemble, **28**, que les cellules non nivelées à l'extérieur, donnent à la coupe des contours sinueux. La surface de la graine n'y est donc pas lisse et brillante, comme dans la plupart des autres espèces, mais finement tourmentée et conséquemment plus terne, Ce dernier caractère est encore généralement accentué par la persistance du péricarpe herbacé, *pic*, FIG. **32**, autour de la graine dont les aspérités de la surface, quelque légères qu'elles soient, facilitent l'adhérence.

Ces deux types, bien définis et fidèlement reproduits par certaines espèces, n'excluent pas chez d'autres des caractères plus ou moins intermédiaires qui n'ont pas la même portée générale au point de vue spermodermique.

Témoin le *Chenopodium album*, FIG. **25**, où la base initiale de la différentiation empiète parfois un peu sur les faces radiales des cellules épidermiques, et où les travées différentiées accusent conséquemment une certaine

divergence. Celle-ci est déjà reconnaissable dans la FIG. 24, d'une étape plus jeune. La FIG. 26 groupe divers aspects de la face externe des cellules épidermiques diversement éclaircies par l'eau de javelle.

Témoin aussi le *Chenopodium polyspermum*. Dans la FIG. 37, les cellules épidermiques, traitées vigoureusement par l'eau de javelle après avoir subi la dessiccation définitive, montrent encore cette orientation dans les vestiges des travées stalactiformes conservés dans la partie centrale des membranes secondaires, la dernière accessible au réactif dans ces conditions spéciales.

Le réseau visible sur la face externe de ces cellules, FIG. 38, est formé de mailles plus grandes, etc.; n'insistons pas.

Certaines petites espèces comme l'*ambrosoïdes* ne présentent même rien de semblable.

Ces particularités et d'autres très nombreuses ne pourraient faire ici l'objet d'un exposé détaillé, qui à bon droit semblerait oiseux; malgré l'intérêt que nous a causé leur recherche et les éclaircissements qu'ils ne manquent pas de fournir pour la complète intelligence du type spermodermique qui nous occupe.

Nous y aurons peut-être plus avantageusement recours dans la seconde partie de ce travail où leur importance se mesurera à leur valeur interprétative de la structure intime de la membrane.

On n'aura pas attendu jusqu'à ce moment pour remarquer que, dans le genre *Chenopodium*, la protection du germe est dévolue au spermoderme; le péricarpe n'ayant rien de ce qu'il faut pour jouer, à cet égard, ne fût-ce même qu'un rôle secondaire.

Si, conformément à des traditions quelque peu surannées, on veut y rechercher le testa et le tegmen des anciens auteurs, on ne peut attribuer au premier que la carapace formée autour de la graine par l'ensemble des membranes secondaires très développées des cellules épidermiques. Tout ce qui est sous-jacent rentre évidemment, de par sa consistance molle, sous la désignation de tegmen, si l'on veut conserver à ces termes, peu explicites d'eux-mêmes, une signification conventionnelle utile, basée non sur leur origine, ce qui serait sans application ou tomberait à faux, mais bien sur leur valeur fonctionnelle, au point de vue de la protection de la graine mûre.

§ 4. *L'Amande.*

Avant de quitter l'analyse de ce genre *Chenopodium*, portons un moment notre attention sur l'amande de la graine, pour fixer nos idées à l'égard de cet objet qui ne manque pas d'introduire quelques données spéciales dans le problème actuel.

Le nucelle *nu*, FIG. **10**, bien loin de se résorber par le développement du sac embryonnaire, *se*, dont nous nous sommes dispensé de figurer le contenu, s'accroît au contraire d'une manière continue et plus rapidement que le sac embryonnaire.

Il peut ainsi permettre à celui-ci l'extension qu'il réclame, sans que sa propre existence soit compromise.

La FIG. **11** montre ces deux éléments, nucelle et sac embryonnaire, dans leur situation respective au moment des premières segmentations de l'oosphère. Le sac embryonnaire y a déjà à peu près sa forme et sa position définitives.

L'accroissement qui lui survient plus tard est largement compensé par un accroissement parallèle et plus grand du nucelle.

Celui-ci gagne du terrain plutôt que d'en perdre, particulièrement dans la partie centrale de la graine; la fécule s'y accumule et il se transforme en un périsperme ou albumen nucellaire, *aln*, dont l'importance devient prépondérante dans l'amande.

Le sac embryonnaire, devant héberger plus tard l'embryon, élargit ses contours pour se mettre en mesure d'y suffire, mais limite cependant ses envahissements à l'espace rigoureusement requis pour qu'il puisse s'acquitter de cette mission. Entre temps il se remplit d'un endosperme délicat et peu riche en substances de réserve; mais l'absorption rapide de celui-ci par l'embryon en voie de croissance le rend purement transitoire dans sa plus grande partie.

Ce n'est qu'au voisinage du micropyle, qu'une portion fort réduite de cet albumen du sac embryonnaire, soustraite à la résorption, se conserve sous forme d'un étui à parois peu épaisses, dans lequel se trouve définitivement engainée, comme dans un doigt de gant, la moitié radiculaire de l'embryon. Cet étui endospermique, bien que représenté par une ou deux assises de cellules seulement, s'observe cependant à l'aise, sur la coupe transversale de la graine, grâce à sa structure anatomique particulière, grâce surtout à sa nature huileuse.

Les deux coupes similaires, FIG. 19 et 28, pratiquées dans la graine suivant la direction indiquée par la flèche ➵ I, dans la FIG. 11, montrent, sous leur aspect le plus favorable à l'étude, la disposition de ces diverses parties de l'amande.

L'embryon, en raison de sa forme annulaire y est naturellement rencontré deux fois par le rasoir : une première fois dans sa partie radiculaire, *eb*; une seconde fois dans sa partie cotylédonaire, *ceb*. Ici, il plonge directement dans l'albumen nucellaire, *aln*, le périsperme de certains auteurs; là, il est d'abord entouré par un anneau d'albumen huileux, section de l'étui dont il a été question et qui représente seul l'endosperme vrai des mêmes auteurs, celui qui s'est formé dans le sac embryonnaire.

La coupe, FIG. 31, empruntée à une graine en voie de croissance, alors que l'embryon n'est encore qu'ébauché, ne rencontre celui-ci qu'une fois, dans sa portion radiculaire, *eb*. A l'autre extrémité, le sac embryonnaire est coupé dans sa partie non encore envahie par l'embryon. Il est figuré, abstraction faite de l'endosperme, qui l'occupe normalement à cette époque, mais que l'eau de javelle a dû enlever complétement, à cause de sa grande délicatesse et de sa nature presque exclusivement plasmatique.

L'orientation particulière de cette coupe, suivant la flèche ➵ II dans la FIG. 11, rendra facilement compte de la distribution un peu différente de ses parties constitutives, si l'on veut faire un léger examen comparatif des deux FIG. 11 et 31. Le périsperme encore mou à cette étape ne prend que plus tard ses dimensions et ses caractères définitifs, par la distension à laquelle le soumet l'accumulation des substances de réserve, surtout abondante vers les dernières étapes de la maturation de la graine, FIG. 25, *aln*. La fécule s'y présente en majeure partie sous la forme de grains extrêmement composés de forme elliptique, *f*, en *A*, au sein desquels l'usage de l'acide chromique révèle la présence constante d'un petit axe cristallin orienté suivant le grand diamètre du grain, *x*, en *B*.

Matériellement, le périsperme féculent est donc ici la partie la plus importante de l'amande. C'est lui qui limite celle-ci sur tout son pourtour; l'embryon et son étui endospermique y sont inclus de toutes parts, même par leur côté extérieur convexe. Il n'est pas douteux en effet que la cuticule, *c''*, qui entoure l'amande n'appartienne tout entière en propre au périsperme. Cette cuticule par son épaisseur, par sa nature chimique sur laquelle nous reviendrons plus tard, par sa résistance toute particulière aux réactifs les plus énergiques, accuse des propriétés qui la font ranger parmi les fac-

teurs tout au moins subsidiaires de la protection de l'embryon. Dans une certaine mesure elle participe, elle aussi, au balancement des organes qui se substituent partiellement dans la tutelle du germe. C'est pourquoi nous l'avons habituellement figurée à la limite interne du spermoderme représenté isolément, bien qu'elle ne lui appartienne à aucun titre.

Douée des mêmes propriétés tout autour de l'amande, cette cuticule ne présente qu'une solution de continuité assez restreinte au voisinage de la chalaze où une substance intercellulaire de même nature qu'elle la remplace en renforçant le tissu chalazien et assure également, quoique sous une autre forme, l'isolement complet de l'amande vis-à-vis du spermoderme.

Les faits généraux, que nous venons de relever au sujet de l'amande dans le genre *Chenopodium*, se retrouvent dans toutes les *cyclospermées*, avec des variantes parfois profondes à première vue, mais qui néanmoins n'entament pas l'économie essentielle de cet organe.

C'est pourquoi nous ne croyons pouvoir mieux faire que de formuler, dès maintenant, à ce sujet, deux propositions générales, dont il nous suffira de rappeler ultérieurement l'application dans les objets variés que nous rencontrerons, pour en faire la preuve, sans être assujetti à revenir constamment sur des développements que ce sujet, purement secondaire pour nous, ne comporte pas.

1re Proposition. *Le nucelle, limité par la cuticule qui lui est propre, se conserve toujours dans la graine, au moins en partie, sous la forme d'un périsperme féculent.*

2me Proposition. *L'endosperme qui se forme dans le sac embryonnaire est toujours partiellement résorbé par l'embryon et ne se conserve généralement, avec sa nature huileuse, que sous la forme réduite d'un étui mince, qui engaîne la portion radiculaire de l'embryon.*

b) Genre Blitum.

Malgré l'analogie étroite qui rattache les *Blitum* aux *Chenopodium*, les caractères spermodermiques de ces derniers ne sont pas adoptés tels quels par les premiers.

Nous n'en voulons d'autre preuve que l'exemple de deux espèces, autour desquelles il nous semble permis de grouper les autres, au moins dans les limites de nos observations.

Dans l'espèce *Bonus Henricus*, qui affiche les allures les plus indépen-

dantes, FIG. 43, PL. II, les différences se traduisent dans l'assise épidermique, *a*, avec une intensité à laquelle on ne s'attendrait pas.

Sans aucune cause apparente, la différentiation stalactiforme de la membrane secondaire, *m''*, fait ici entièrement défaut.

Il en résulte naturellement, ce semble, que ces membranes extérieures restent moins résistantes, bien qu'elles aient cependant, comme nous le verrons plus loin, la même composition chimique que dans le genre *Chenopodium*. A titre de compensation, peut-être, ces cellules prennent des couches d'épaississement sur leur face interne.

Au point de vue des recherches cyto-génétiques, il y a lieu de se féliciter de rencontrer au milieu d'objets qui présentent une structure membraneuse d'un type difficile à analyser, un cas exceptionnel comme celui-ci, d'où les différentiations secondaires paraissent écartées comme à dessein, pour fournir un témoin véridique de l'organisation de ces membranes avant les modifications qu'y introduit la différentiation, dont elles sont habituellement le siége. Nous ne négligerons pas d'en faire état dans la deuxième partie de ce travail.

L'assise interne, *b*, du tégument externe, *te*, recèle entre autres enclaves des cristaux d'oxalate calcique plus gros qu'ailleurs.

Les autres caractères spermodermiques rentrent exactement dans le type *chénopodique*. Témoins : la striation des membranes de la couche, *b'*, interne et seule conservée de la secondine, la présence des trois cuticules, *c*, *c'*, *c''*, dont l'origine a été établie antérieurement, l'occupation des assises *b'* et *a*, par cette matière homogène dont nous avons réservé l'analyse pour plus tard, etc.

Le péricarpe, *pic*, restant mince, laisse au spermoderme tout le soin de la tutelle du germe. La structure de l'amande est la même que dans le genre *Chenopodium*. L'ovule, FIG. 42, PL. II, représenté sous un grossissement un peu moindre, parce qu'il est relativement plus gros déjà à cette étape, où il prend une forme caractéristique, et qui correspond aux premières segmentations de l'oosphère, montre aussi les mêmes éléments distribués d'une façon analogue. Les mêmes lettres y désignent les parties similaires.

Avec l'espèce *rubrum*, FIG. 44, reparaît la différentiation stalactiforme dans l'assise épidermique. Les cellules de cette assise ne prennent qu'un développement radial plus restreint, leur membrane secondaire est aussi moins épaissie. Vues de face, FIG. 45, à l'état normal, en *A*, elles ne présentent qu'un cas particulier de l'aspect propre aux diverses espèces de *Cheno-*

podium. Traitées par l'eau de javelle, en *B*, leur structure semble se compliquer d'une différence de condensation de la substance membraneuse, au milieu des mailles du réseau formé par les travées stalactiformes.

L'ensemble du spermoderme, malgré ces variantes superficielles est franchement *chénopodique*. Passons; après avoir remarqué que l'absence de différentiation dans les membranes épidermiques paraît liée à la nature charnue du périanthe dans les espèces qui présentent cette particularité : *virgatum*, *capitatum*, etc.

Il n'en est cependant pas de même dans d'autres genres : *Botrydium*, FIG. **63**, *Monolepis*, FIG. **68**, *Axyris*, FIG. **70**—**71**, où l'absence de différentiation stalactiforme n'est solidaire d'aucune modification pareille du périanthe.

c) GENRE ATRIPLEX.

Le genre *Atriplex* doit aussi le grand intérêt qu'il présente dans son spermoderme à la nature herbacée de son péricarpe, *pic*, FIG. **49**, qui le rend impropre à l'exercice d'une protection quelconque à l'égard du germe, malgré sa persistance autour de la graine.

Celle-ci, représentée en coupe, FIG. **47**, dans une variété de l'espèce *hastata*, offre avec celle des *Chenopodium*, FIG. **19** et **28**, sans exclure celle du *Blitum*, une ressemblance tellement frappante, qu'elle paraît en être une copie à peine déguisée par quelques variantes superficielles de forme. On peut ajouter que les phénomènes d'évolution de l'amande ne sont que la réédition de ceux dont les *Chenopodium* nous ont donné l'exemple et constituent un commencement de preuve de la généralisation que nous avons donnée aux propositions formulées plus haut, à ce sujet.

Ces graines proviennent du reste d'ovules, FIG. **46**, qui ne diffèrent des précédents que par des caractères d'ordre tout à fait secondaire.

La charpente du spermoderme, *spd*, FIG. **49**, rentre aussi si fidèlement dans le schéma que l'étude du *Chenopodium* nous a déjà rendu familier, que nous serions mal venu d'en reprendre l'exposé détaillé, étant donné que nous en reproduisons les traits essentiels dans une série de figures, jusqu'au numéro **62** inclusivement. Tout au plus devons-nous nous arrêter à quelques traits différentiels d'une certaine importance au point de vue cytologique. Ceux-ci résident surtout dans la différentiation stalactiforme, qui conserve aux travées une indépendance mutuelle dont les *Chenopodium* ne nous ont pas donné d'exemple.

La cause de cette différence remonte très haut et il faut s'adresser aux papilles cellulosiques qui constituent la première ébauche des épaississements secondaires de la membrane pour en retrouver l'origine.

Ces papilles, m'', FIG. **48**, à leur début, ne sont plus ici rattachées par leurs bases en un réticulum cellulosique, précurseur d'une structure alvéolaire dans la différentiation stalactiforme, comme dans les *Chenopodium*; mais, au contraire, parfaitement isolées les unes des autres. Il est facile de s'en convaincre en les examinant de face, après avoir pris soin de les colorer en bleu intense par le chloro-iodure de zinc, FIG. **48** bis.

La différentiation subséquente à laquelle ces papilles ont marqué le pas, conserve la même indépendance aux travées stalactiformes qui y correspondent, et donne lieu à une structure qui se rapporte assez fidèlement aux schémas *A* et *B* de la FIG. **41**, PL. I.

A part ce point de départ partiellement différent, le processus d'épaississement et de différentiation de la membrane secondaire est le même, comme le montre la FIG. **49**, dans l'*Atriplex hastata* encore jeune, à l'état normal, en *A*; pendant l'action de l'eau de javelle, en *B*, où l'on peut constater encore une fois la fonte ou plutôt l'effacement progressif des stalactites, pendant que se révèlent et la structure lamellaire de la membrane et les ondulations auxquelles ont été assujetties les couches minces successives par la présence des papilles cellulosiques primitives. Il va sans dire qu'ici pas plus qu'ailleurs la cuticule externe, *c*, ne participe en aucune façon aux détails de structure de la membrane secondaire, m''.

Dans la cellule adulte, FIG. **50**, la distribution de la membrane secondaire en zones parallèles colorées de teintes graduées, e, e', e'', e''', e'''', se manifeste avec une netteté qui n'a d'égale nulle part ailleurs.

Ordinairement les stalactites y descendent en s'atténuant progressivement jusqu'à devenir indistinctes; circonstance qui ne se réalise cependant pas dans les cellules qui avoisinent le micropyle.

Dans ces cellules, FIG. **51**, reproduites, sous un plus fort grossissement, de celles qui sont marquées d'une accolade, *x*, dans la FIG. **47**, la différentiation stalactiforme s'arrête brusquement à la limite de la zone la plus externe, *e;* les autres zones, e', y échappent entièrement, et ainsi se trouvent réalisées, dans une synthèse instructive, les deux variantes extrêmes qu'il nous a été permis de rencontrer déjà isolées : la différentiation étendue à toute l'épaisseur de la membrane; l'absence complète de toute différentiation.

Les stalactites vues de face présentent des sections larges à contours sinueux, FIG. 52, ou assez régulièrement polygonales, FIG. 53, parfois même manifestement lobées, FIG. 54. Ce dernier aspect explique assez bien l'espèce de clivage longitudinal qui semble se produire dans les stalactites attaquées par l'eau de javelle, comme le montre la FIG. 56, et qui porte à considérer celles-ci comme des faisceaux d'éléments plus simples, partiellement séparables dans leur partie inférieure. Dans leur partie supérieure ou externe le processus d'effacement a une marche plus régulièrement centripète, FIG. 57, et n'amène généralement pas le clivage qui se constate fréquemment plus bas.

Les espèces à valves fructifères plus ou moins lignifiées, comme l'espèce *rosea*, et plus ou moins ressemblantes de ce chef au genre *Obione*, présentent comme celui-ci une assise épidermique plus réduite, FIG. 58, où les stalactites sont plus clair-semées et de formes souvent très irrégulières, en coupe, FIG. 59.

Enfin les espèces à deux sortes de fleurs, génératrices de deux sortes de graines, présentent aussi deux variantes du spermoderme, l'une plus résistante, l'autre moins, qui rentrent dans celles déjà décrites.

Il en est de même de l'espèce *hortensis*, où toutes les graines également abritées par deux valves fructifères foliacées, nous ont souvent présenté deux variantes spermodiques, FIG. 60 et 61, qui tiennent respectivement le haut et le bas de l'échelle des variations dont ce genre est susceptible. Le premier, FIG. 60, du type le plus pur, se rencontre dans les graines plus petites, plus dures, plus foncées en couleur, douées d'un périsperme moins abondant, mais plus dense, d'un embryon plus petit, etc.. L'autre, FIG. 61, *spd*, réduit aux plus infimes proportions, deux ou trois assises cellulaires étroites et sans différentiation aucune, caractérise les graines plus grosses, plus pâles, à tissu plus lâche, à périsperme plus abondant mais aussi plus mou, à embryon plus développé, etc. En raison de son développement exagéré, celui-ci peut-il se passer d'une protection spermodermique? Aucune compensation ne lui est accordée, ni de la part du péricarpe, *pic*, FIG. 61, qui reste mince et mou, ni de la part des bractées fructifères qui, foliacées comme elles sont, ne pourraient être d'aucune utilité réelle, alors même qu'elles seraient persistantes autour de la graine.

Nous ne savons pas, du reste, si cette sorte de graines conserve également bien l'espèce. Nous aurions voulu faire des expériences comparatives, ou tout au moins recueillir des renseignements à ce sujet.

L'examen de la FIG. **62** permettra, finalement, de se convaincre de la persistance des caractères essentiels du type *chénopodique* dans les espèces normales. On y retrouve à la maturité la substance homogène, *sh*, des cavités cellulaires dans les assises *a* et *b'*; les striations de l'assise interne *b'*, vues de face, FIG. **55**; les trois cuticules, etc.

La forme relevée en dôme de quelques cellules épidermiques qui avoisinent le micropyle, FIG. **51**, les contours sinueux de celles qui se rapprochent de la chalaze, FIG. **54** et **59**, dans quelques espèces, peuvent être considérés comme les rayons les plus affaiblis du type *caryophyllique*, dont le foyer est encore très éloigné.

Le spermoderme du *Suaeda maritima*, FIG. **65**, dans la grande variété, FIG. **67**, dans la petite, n'offre avec celui des *Atriplex* que des différences peu importantes, dont la plus saillante est peut-être l'aspect particulier des stalactites vues de face, FIG. **66**, en *A*, à l'état normal; en *B*, après éclaircissement par l'eau de javelle.

Notons encore le dédoublement assez fréquent de l'assise *b*, interne du tégument externe, *te*, qui ne remonte du reste pas jusque dans l'ovule, FIG. **64**, ou chacun des deux téguments ne comporte que ces deux assises réglementaires.

d) GENRES ABERRANTS.

Le retour du spermoderme du type *chénopodique* au type plus simple du schéma de la FIG. **1**, amène sa déchéance plus ou moins complète comme organe protecteur du germe. Celle-ci est provoquée par l'avènement à cette fonction importante d'un autre organe que la nature dote, à cet effet, de caractères particuliers, qui le rendent apte à tenir un rang pour lequel il n'est habituellement point fait.

Cette substitution produite dans les conditions les plus diverses fournit matière à une foule d'observations d'un très grand intérêt, tant au point de vue général de la corrélation et de la subordination des organes que sous le rapport des différentiations histologiques qu'amène cette interversion des rôles.

La comparaison des genres *Axyris* et *Corispermum*, entre autres, est très instructive à cet égard.

Très analogues dans le jeune âge, les pistils de ces deux genres ne laisseraient guère deviner l'écart considérable qu'introduit dans leur structure définitive leur développement divergent.

Ces pistils formés de deux feuilles carpellaires, *fc*, dans le genre *Axyris* FIG. **69**, comme dans le genre *Corispermum*, FIG. **72**, n'accusent en effet, au début, que des différences superficielles, qui les écartent aussi peu l'un de l'autre que de ceux des genres dont nous nous sommes occupé jusqu'ici. L'ovaire est du reste mono-ovulé de part et d'autre, et la ressemblance des ovules est frappante.

Mais, tandis que la paroi ovarique restée mince dans le genre *Axyris*, FIG. **70** et **71**, *pic*, ne subit la différentiation scléreuse que dans la seule assise cellulaire interne, *y*; le même organe dans le genre *Corispermum*, *pic*, FIG. **73**, présente toute une zone interne, *y*, sclérifiée, et formée de fibres très denses et étroitement unies, orientées, les internes, *y'*, dans le sens longitudinal, les externes, *y''*, dans le sens transversal. Il en résulte, dans le péricarpe indéhiscent de ces plantes, une trame fibreuse fort résistante qui entoure étroitement la graine, comme d'une coque impénétrable. Dès lors les rôles sont intervertis, et le spermoderme, *spd*, FIG. **73**, déchu de sa fonction habituelle, est en même temps dépouillé des attributs professionnels en quelque sorte, qui ne pourraient plus lui être conservés sans superfétation. Il reste mince, perd son contenu cellulaire et s'écrase finalement entre le périsperme, *aln*, et le péricarpe, *pic*, au point qu'il pourrait passer inaperçu dans le fruit mûr, si l'on ne prenait soin de le dilater par des traitements appropriés. Remis ainsi quelque peu en état, il montre qu'il a conservé ses caractères ovulaires, et est réduit conséquemment au minimum du schéma spermodermique des *cyclospermées* : ce qui est du reste plus facile à observer dans la graine jeune, alors que l'autonomie du spermoderme n'a pas encore été menacée. Les FIG. **74** et **75** empruntées, dans ces conditions, l'une à l'espèce *hyssopifolium*, l'autre à l'espèce *microspermum* confirment cette assertion.

La substitution du péricarpe au spermoderme, couronnée d'un plein succès dans le genre *Corispermum*, ne constitue qu'une tentative timide et stérile dans le genre *Axyris*. Aussi le spermoderme y conserve-t-il sa prédominance tutélaire et, avec elle, l'outillage qui en rend l'exercice possible. Nous voulous dire avant tout un épiderme très différentié, FIG. **70** et **71**, en coupe dans deux directions perpendiculaires; sur la surface externe duquel la couche scléreuse, *y*, du péricarpe, *pic*, s'applique étroitement en s'y incrustant en quelque sorte.

A part la différentiation stalactiforme, qui fait ici complétement défaut, on y retrouvera les caractères essentiels du type *chénopodique*, sur lesquels nous n'insisterons plus.

Dans les genres *Spinacia*, *Beta* et autres, un nouvel élément, le périanthe, entre en scène et il arrive que ce nouveau venu, rejetant au second plan aussi bien le péricarpe que le spermoderme, s'impose à leur place, partiellement parfois, d'autres fois avec des prétentions exclusives.

Le genre *Spinacia*, dont l'ovule est représenté, FIG. **76**, nous en fournit un premier exemple.

Une coupe pratiquée dans le fruit jeune montre, en présence l'un de l'autre, les trois concurrents : spermoderme, *spd*; péricarpe, *pic*; périanthe, *pia*, entre lesquels va se disputer la suprématie. Le résultat ne se fait pas attendre. Bientôt, en effet, l'épaississement secondaire qui se produit avec intensité dans les deux assises cellulaires internes, *y*, du périanthe rend la lutte inégale. Dès lors l'issue n'en est plus douteuse. La sclérification des couches, *y*, poursuivant son cours, les grandes cellules qui hébergent chacune un cristal volumineux d'oxalate calcique d'abord plongé librement dans le suc cellulaire, prennent, particulièrement sur leurs faces internes et latérales, une innombrable série de couches concentriques d'épaississement qui finissent par bloquer étroitement les cristaux, derniers témoins des cavités cellulaires. Cette assise scléreuse réalise avec sa congénère sous-jacente, à éléments plus petits, une coque solide qui, généralisée tout autour du fruit proprement dit, et fortifiée encore par les tissus extérieurs plus ou moins différentiés aussi, rend inutile tout concours du péricarpe, *pic*, et même du spermoderme, *spd*. Aussi le premier s'atrophie-t-il partiellement, pendant que le second prend tout au plus le développement qu'il présente dans la FIG. **78**, où nous l'avons reproduit sous son aspect le plus favorable, dans la graine mûre. On remarquera que l'assise, *b*, interne du tégument externe, *te*, s'y est transformée, sur une grande partie de la surface de la graine, en un tissu lâche et méatique, transformation dont on peut voir la première manifestation dans l'ovule, FIG. **76**, au voisinage de la chalaze.

Les cellules de l'assise interne, *b'*, seule conservée du tégument interne, *ti*, prennent un assez grand développement tangentiel, comme le montre la FIG. **79**, où elles se présentent de face.

Le développement du fruit dans le genre *Beta* suivant une voie analogue amène des résultats similaires, et spécialement une atténuation du spermoderme, dont les FIG. **80** et **81** peuvent donner une idée; la première pour l'espèce *vulgaris*, la seconde pour l'espèce *trigyna*. Dans cette dernière l'épaississement modéré de l'épiderme spermodermique s'explique par la faiblesse relative de la coque ligneuse externe, moins puissante que dans la première.

La différentiation stalactiforme qui s'y produit, FIG. **82**, retrace, sous une échelle réduite, l'aspect réticulé en coupe, alvéolaire en fait, qui évoque le souvenir des *Chenopodium*, absolument comme le *Teloxys*, FIG. **93**, PL. III, en coupe, FIG. **94**, de face, que nous ne ferons que citer en passant.

La FIG. **91**, PL. III, empruntée à un ovule de *Beta trigyna*, montre la persistance, indépendamment des modifications accessoires dans la forme, des caractères essentiels avec lesquels les genres précédents nous ont familiarisés.

On peut dire la même chose de l'ovule d'*Hablitzia tamnoïdes*, FIG. **92**.

Il en est de même dans l'ovule de *Salsola*, *soda*, FIG. **90**, PL. III et *kali*, quoiqu'en dise VAN TIEGHEM (1), qui ne lui attribue qu'un seul tégument.

Cette erreur est peut-être due à la résorption précoce du tégument interne, qui ne se retrouve plus dans la graine mûre, où le tégument externe est réduit lui-même à sa plus simple expression dans le spermoderme, *spd*, FIG. **83**, PL. II.

La même réduction spermodermique s'observe dans le genre *Kockia*, FIG. **84**, PL. II.

Dans ces deux derniers genres, le développement extraordinaire de la cuticule, *c''*, propre au périsperme amylacé, amène une certaine compensation à l'atténuation exagérée du spermoderme. Celle-ci s'explique du reste, dans une certaine mesure, par la structure particulière du fruit, où les organes floraux extérieurs apportent par leur structure et leur disposition des conditions de sécurité pour la graine, dans le développement desquelles nous ne pouvons entrer.

Si l'on remarque en outre que cette atténuation du spermoderme coïncide dans ces deux genres, aussi bien que dans les genres *Beta* et *Spinacia*, avec un développement excessif de l'embryon auquel les autres genres ne nous ont pas habitués, on trouvera peut-être dans ce fait un élément de solution de plus du problème que cette atténuation soulève.

Nous en avons déjà fait la remarque à propos de certaines graines aberrantes, à ce point de vue, du genre *Atriplex*. Le genre *Salicornia* nous fournit une nouvelle occasion d'y revenir. L'embryon condupliqué de ces plantes attire l'attention par ses grandes dimensions relatives et la place prépondérante qu'il tient dans la graine, FIG. **85**, PL. II, en coupe transversale, *eb*, dans sa portion radiculaire; *ceb*, dans sa partie cotylédonaire.

(1) Traité de Botanique, 1884, p. 1406.

L'albumen nucellaire, *aln*, y est fort réduit; le spermoderme, *spd*, encore plus. Les poils, *pl*, qui l'ornent, FIG. **86**, PL. II, la forme bizarre de ses cellules épidermiques, la striation curieuse qui les décore, etc., font plus, apparemment, pour son étrangeté que pour la sécurité du germe. Celui-ci se suffit-il partiellement à lui-même? Les conditions spéciales que crée sa position dans des excavations de la tige, au sein du calice persistant, font-elles le reste? C'est probable.

2° *Basellées.*

Les *basellées* ne nous ont guère fourni de matériaux d'étude. A en juger par les *Basella* cependant, leur spermoderme rentre dans le type *chénopodique*, mais en se pliant, bien entendu, aux conditions spéciales qu'engendre la consistance ligneuse du péricarpe indéhiscent.

L'intérêt que présente ce spermoderme, *spd*, FIG. **87**, PL. II, gît exclusivement dans l'assise *b'* la plus interne, qui nous offre l'exemple du plus haut degré de différentiation dont elle est susceptible dans toute l'étendue de la classe des *cyclospermées*. Les cellules y prennent, dans tous les sens, des dimensions énormes, qui laissent loin derrière elles leurs homologues dans tous les autres genres. Elles présentent du reste sur leurs faces latérales, FIG. **87**, et externe, FIG. **88**, les striations caractéristiques de cette assise, mais avec une intensité qui les fait ressembler à de vraies cellules réticulées.

La face interne se montre en outre toute hérissée de petites papilles très rapprochées, qui leur communiquent le facies particulier de la FIG. **89**, et qui se traduisent également très bien, sur la coupe radiale, sous l'aspect reproduit en *x*, FIG. **87**.

Ces cellules sont habituellement pleines d'air à la maturité.

Les assises externes n'offrent aucun intérêt cytologique; elles sont réduites à leur plus simple expression.

3° *Amarantées.*

Avec les *amarantées*, le type *chénopodique* reparaît dans le spermoderme avec toute la série des caractères qu'il revêt lorsque l'ingérance du péricarpe ou des organes floraux ne vient pas le destituer en tout ou en partie de ses fonctions habituelles.

C'est dans ces plantes que la différentiation stalactiforme présente le mieux les caractères précis qui nous lui ont fait donner d'abord cette déno-

mination, que nous n'avons fait qu'étendre ensuite, par analogie, à toutes les modifications mêmes éloignées dont ce type est susceptible, pour ne pas compliquer inutilement la terminologie.

A cet égard rien n'est plus démonstratif que le spermoderme du *Scleropus amarantioïdes*, dont la FIG. **96**, PL. III, reproduit la coupe transversale d'une graine incomplétement développée. L'embryon, *eb*, n'ayant pas encore pris tout son développement ni longitudinal ni transversal, n'y est rencontré qu'une fois par le rasoir. L'albumen provisoire du sac embryonnaire, *alse*, y est encore en grande partie conservé. Le spermoderme enfin n'y a pas encore subi la poussée centrifuge de l'albumen nucellaire, *aln*, qui plus tard en réduira l'épaisseur en provoquant le plissement des membranes radiales, tant de la couche épidermique que de la couche sous-jacente. Les mêmes caractères sont reproduits, un peu moins avancés encore, dans la figure plus grandie, **97**, qui montre en même temps le péricarpe mince et herbacé en présence du spermoderme.

On remarquera le développement radial considérable des cellules des deux assises externes.

La structure définitive en est représentée FIG. **98**, PL. III. Nous nous contenterons d'appeler l'attention sur la minceur relative, le parallélisme, la régularité et le rapprochement des travées stalactiformes, *st*, de la membrane secondaire, *m''*, qui, vues de face, FIG. **99**, se traduisent habituellement, sur la surface tout à fait externe, en *A*, comme un peu lobées, mais absolument indépendantes les unes des autres.

Plus bas, vues en coupe optique, à deux profondeurs différentes, en *B*, elles accusent, outre une indépendance mutuelle plus nette encore, des sections plus régulièrement arrondies, qui légitiment entièrement leur comparaison avec des stalactites étroitement coniques comme des cierges retournés.

C'est aussi ce que l'on observe dans bon nombre d'espèces du genre *Amarantus*, dont l'ovule, FIG. **95**, ne présente aucune particularité que les précédents ne nous aient déjà appris à connaître.

La FIG. **100** reproduit une coupe transversale dans le spermoderme de l'espèce *caudatus*. L'aspect des cellules épidermiques vues de face, à l'état normal, FIG. **101**, en *A*, et après un commencement de décoloration par l'eau de javelle, FIG. **102**, ne laisse aucun doute sur la forme et la disposition des travées stalactiformes et leur ressemblance parfaite avec celles du *Scleropus*; malgré l'aspect tout différent amené dans ces membranes, FIG. **101**, en *B*,

par une décoloration complète. Dans ces nouvelles conditions, les parties qui semblaient les moins denses sur le frais paraissent au contraire maintenant plus denses que les travées stalactiformes. On croirait celles-ci transformées en pores traversant la membrane secondaire.

Cette subversion des images, provoquée par l'action prolongée de l'eau de javelle, nous paraît être un simple effet optique dû à ce que l'indice de réfraction des travées stalactiformes, plus amoindri par le réactif que celui des parties non différentiées, finit par lui devenir inférieur. Nous ne faisons que signaler le fait maintenant dans l'intention d'y revenir plus tard.

D'autres espèces du même genre, comme le *viridis*, l'*hypocondriacus* et d'autres, FIG. **104**, en coupe, FIG. **105**, de face, présentent au contraire réellement ce second aspect réticulé dans leur portion différentiée, à l'état frais, en *A*, FIG. **105**, et ne rendent la première image, en *B*, FIG. **105**, qu'après décoloration par l'eau de javelle. C'est que, en réalité, dans ces dernières espèces la différentiation amène une structure réticulée analogue à celle que nous avons vue prédominer dans les *Chenopodium*.

Cela n'étonnera pas si l'on se rappelle le passage si facile du schéma *A* au schéma *C* de la FIG. **41**, PL. I, comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut.

La FIG. **103** montre que les caractères propres à la couche interne, b^1, seule conservée du tégument interne, *ti*, persistent toujours.

Le genre *Polycnemum* abandonne quelque peu les chemins battus, en introduisant dans les cellules épidermiques des formes plus gracieusement architecturales, FIG. **111**.

Ces cellules épaississent leurs parois et sur la face hémisphérique externe et sur la base plane interne. Les plissements qui surviennent plus tard dans la zone restée mince, m^1, des parois latérales, amèneraient les parties ainsi épaissies en contact, si n'était la substance homogène persistante dans la cavité cellulaire fort réduite. Les stalactites de la membrane extérieure y sont disposées très régulièrement suivant les rayons de la calotte hémisphérique des cellules, comme on peut s'en assurer également en regardant ces calottes d'en dessous, FIG. **113**. A la surface, les travées stalactiformes, isolées dans la profondeur de la membrane secondaire, se rattachent à un réticulum irrégulier de même nature qu'elles, FIG. **102**. La cuticule, *c*, n'y prend aucune part.

4° *Gomfrénées.*

Les conditions spéciales qui, amenant dans certains genres : *Salsola*, *Kochia*, *Spinacia*, etc., de la tribu des *chénopodiées*, la permanence du fruit au sein des organes floraux persistants et plus ou moins indurés, nous ont fait assister à une réduction souvent très sensible du spermoderme de ces plantes, se reproduisent dans bien des *gomfrénées* d'une façon similaire et déterminent des anomalies spermodermiques du même ordre.

C'est ainsi que le *Gomfrena* ne nous présente plus qu'un épiderme assez faible, FIG. **109**, où la différentiation stalactiforme se présente avec des caractères de ténuité dont nous n'avons pas encore rencontré d'exemple. Les stalactites ne sont plus ici que des stries parallèles et fort rapprochées, qui, vues en coupe, FIG. **110**, donnent à la membrane un aspect régulièrement et finement ponctué.

Dans ce genre, les cellules épidermiques sont encore polygonales.

Dans le genre *Frœlichia*, elles offrent des contours sinueux ou dentés, FIG. **108**, un développement radial très faible, FIG. **107**, et, sur le côté extérieur, quelques couches d'épaississement seulement, au sein desquelles la différentiation stalactiforme adopte une structure réticulée ou alvéolaire qui réalise le dernier degré de finesse qu'il nous ait été permis d'observer.

Dans ces deux genres, les cellules de la couche sous-épidermique, *b*, FIG. **107** et **109**, se montrent habituellement isolées les unes des autres. Les membranes latérales de ces cellules, dans le genre *Frœlichia*, prennent même un épaississement très sensible, qui communique à cette assise vue de face un aspect tout particulier.

On verra, par l'exemple emprunté au genre *Alternanthera*, que l'ovule, FIG. **106**, de ces plantes reste conforme au type déjà connu. Il ne sera pas inutile de faire observer qu'ici encore la réduction du spermoderme coïncide avec un développement très accusé de l'embryon.

5° *Célosiées.*

La déhiscence du fruit dans les *célosiées* remet de nouveau la défense du germe à la charge du spermoderme; ainsi s'explique la réapparition dans celui-ci des caractères déjà étudiés dans les *amarantées* et qu'il suffira de rappeler.

Notons seulement à l'appui de cette assertion le spermoderme du *Celosia cristata*, FIG. **115**, en coupe radiale; FIG. **116**, vu de face, en *A*, avant l'action de l'eau de javelle; en *B*, pendant cette action.

La différentiation stalactiforme y est alvéolaire et donne lieu, après décoloration, aux phénomènes optiques signalés plus haut. Les contours des cellules sont habituellement les derniers à subir la décoloration.

Quelques mots suffisent pour résumer ce que l'exposé qui précède nous a appris sur le spermoderme des *chénopodiacées*.

Les multiples aspects que revêtent les téguments séminaux de ces plantes, toutes les fois que la différentiation fonctionnelle s'y produit, rentrent tous dans la gamme des variations possibles du type *chénopodique*.

L'influence du type *caryophyllique* ne s'y traduit qu'exceptionnellement et d'une façon très atténuée, en modifiant parfois la forme prismatique des cellules épidermiques.

B. Phytolaccacées.

Nous n'avons eu sous la main que fort peu de *phytolaccacées*. Nous le regrettons d'autant plus que la nature variée du fruit dans leurs nombreux genres fait présager chez elles l'existence de trésors spermodermiques.

Ne pouvant satisfaire davantage notre curiosité au sujet de ces plantes exotiques et rarement rencontrées en graines, même dans les serres, nous avons dû borner nos recherches au seul genre *Phytolacca*, plus rustique et plus abondamment répandu.

Nous avions ici la ressource de plusieurs espèces. Malheureusement ces espèces se montrent si semblables à tous égards, qu'elles ne nous ont fourni aucun renseignement sur la nature et la direction des variantes, auxquelles leur spermoderme pourrait se prêter en subissant des influences diverses.

Nous pourrons donc nous borner à résumer nos observations, en les rapportant à une seule espèce, le *Phytolacca decandra*, par exemple.

La FIG. **117** en reproduit un ovule, en place dans l'ovaire ou feuille carpellaire, *fc*.

Déjà en voie de développement, il retrace néanmoins les grands traits de ceux qui nous ont déjà occupé : deux téguments, *ti*, *te*, un nucelle, *nu*, qui se maintient; un sac embryonnaire allongé et recourbé, *se*, qui hébergera plus tard l'embryon, après avoir été le témoin d'une formation

endospermique qui ne laisse que des traces dans la graine. Celle-ci figurée, avant sa maturité, en coupe transversale, FIG. **118**, passant par la chalaze *ch*, et les tissus conservés du funicule *x*, nous montre, outre l'embryon *eb*, blotti dans l'albumen nucellaire *aln*, un spermoderme qui frappe tout d'abord pas sa grande épaisseur. Il ne s'en suit pas cependant qu'il y ait là une particularité irréductible aux notions générales fournies par les observations antérieures.

Ce spermoderme, isolé de l'amande par une cuticule, *c''*, FIG. **119**, résulte du maintien intégral des deux téguments ovulaires, séparés l'un de l'autre par la cuticule *c'*.

L'interne, contrairement à ce que nous avons vu jusqu'ici, conserve également bien les deux assises cellulaires qui le constituent jusque dans la graine mûre. Par contre l'assise interne, *b'*, ne prend pas la striation qui la caractérise habituellement. Cette absence de différentiation la met dans l'impossibilité de conserver sa place; elle s'écrase et finit par devenir d'une observation difficile.

Le tégument externe, *te*, sort aussi un peu du cadre ordinaire par la substitution à l'assise interne, *b*, d'un tissu méatique qui comporte au moins quatre ou cinq couches de cellules.

L'assise externe ou épidermique, *a*, prend un très grand développement radial, qui en fait un excellent objet d'étude pour les phénomènes cytogénétiques dont elle est le siége. Aussi comptons-nous y revenir fréquemment plus tard. C'est pourquoi il suffira d'en noter maintenant les principales étapes évolutives.

L'épaississement d'abord localisé sur la face externe, FIG. **121**, s'étend progressivement aux parois latérales, FIG. **122**, et finit par intéresser toute l'étendue de la cellule, FIG. **119**. La différentiation stalactiforme, produite d'abord du côté externe seulement, atteint plus tard graduellement les côtés et rappelle le processus similaire dans le *Chenopodium hybridum*. Les stalactites se rattachent à un réticulum, FIG. **120**, déjà visible au commencement du phénomène, sur les faces polygonales externes des cellules.

On s'expliquera aisément par la FIG. **118**, comment la poussée centrifuge exercée par le développement de l'albumen nucellaire détermine la flexion de ces cellules épidermiques, déjà indiquée FIG. **119**, rendue définitive FIG. **123**, et amenant ainsi une réduction considérable de l'épaisseur du spermoderme.

Il va sans dire que les cavités cellulaires ainsi fortement réduites, restent occupées par une substance homogène en harmonie parfaite de coloration avec les membranes cellulaires.

Le spermoderme du *Phytolacca* rentre donc, par les traits essentiels, dans le type *chénopodique*. Nous nous garderons bien toutefois d'étendre cette conclusion à toutes les *phytolaccacées*. Ce serait lui donner une extension que le peu d'étendue de nos observations n'autorise nullement.

C. Aizoacées.

A part les *mésembryanthémées*, dont la beauté ou la bizarrerie de quelques-unes leur a fait donner une place dans les jardins, les plantes de cette famille essentiellement exotique nous ont presque entièrement fait défaut. Outre un seul représentant de la tribu des *molluginées*, le *Telephium imperati*, nous n'aurons à examiner que les deux genres *Mesembryanthemum* et *Tetragonia* de la tribu des *mésembryanthémées*.

Ce modeste bagage n'est évidemment pas de nature à autoriser des conclusions intéressant toute cette famille assez hétérogène. Tout au moins faudra-t-il convenir qu'aucun des objets qu'il nous a été permis d'examiner ne se met en travers des raisons qu'on peut faire valoir pour légitimer la place que nous avons cru devoir leur assigner, au point de vue spermodermique, dans la classe des *cyclospermées*.

1° *Mesembryanthémées.*

a) Genre Mesembryanthemum.

Par l'étonnante variabilité du spermoderme dans les quelques espèces que nous avons eues sous la main, ce genre vaut toute une famille. Il y a là comme une compensation dont il est bon de s'assurer le bénéfice en ne se désintéressant d'aucune des espèces qu'on peut rencontrer.

C'est ce que nous avons fait, au risque de devoir disséminer dans des planches différentes les figures dans lesquelles nous avons reproduit les détails qui nous ont semblé les plus dignes d'intérêt, à des époques différentes de la confection des planches de ce mémoire.

Il nous suffira, du reste, après avoir rattaché sommairement aux notions antérieures la constitution générale des graines de ces plantes, d'en spécifier quelque peu les particularités spermodermiques.

Leur ovule campylotrope est bitégumenté, fig. **124**, Pl. III (*Mes. cordifolium*) et fig. **205**, Pl. V (*Mes. tricolor*).

Le nucelle, conservant toujours une prépondérance marquée sur le sac embryonnaire, ne lui fournit jamais qu'un asile relativement étroit, même lorsque celui-là est arrivé à l'apogée de son développement, FIG. **217**, PL. V (*pomeridianum*).

L'amande suit dans son évolution la voie que les familles précédentes nous ont appris à connaître et se trouve définitivement constituée par un albumen nucellaire amylacé, *aln*, englobant un embryon courbé, *eb*, qu'engaîne, dans sa portion radiculaire, un étui endospermique huileux, originaire du sac embryonnaire, *alse*, FIG. **125**, PL. III (*cordifolium*), **209** (*pinnatifidum*) et **212**, PL. V (*spectabile*).

La différence d'aspect des coupes reproduites dans ces figures tient bien sans doute, dans une certaine mesure, à la différence des formes extérieures de ces graines, mais plus encore à l'orientation des sections, que nous avons variée à dessein pour rendre celles-ci complémentaires en quelque sorte l'une de l'autre, et fournir ainsi plus d'éléments utiles pour l'intelligence de l'organe.

Chacun des deux téguments de l'ovule, *te*, *ti*, est formé de deux assises cellulaires, *a*, *b*; *a'*, *b'*. Ne donnant jamais lieu à des cloisonnements tangentiels, ils n'introduisent donc au plus dans le spermoderme que quatre assises cellulaires, réduites à trois à la maturité de l'organe par la résorption, ou tout au moins l'affaissement plus ou moins tardif de l'assise externe, *a'*, du tégument interne, *ti*.

L'assise interne, *b'*, du même tégument, prend la striation caractéristique du type *chénopodique*, avec cette différence seulement que la facture en est souvent plus grossière et qu'elle ne s'étend guère qu'aux parois latérales. Vue de face, FIG. **208**, PL. V, (*tricolor*) et FIG. **216**, (*spectabile*), cette assise est représentée dans sa situation normale, presque à la maturité de la graine, dans la FIG. **127**, PL. III (*cordifolium*), **211**, PL. V (*pinnatifidum*), **214** (*spectabile*), **220** (*crystallinum*). Les trois cuticules, *c''*, *c'*, *c*, déjà plusieurs fois rappelées, existent toujours.

L'assise interne, *b*, du tégument externe, *te*, entre autres enclaves, recèle souvent d'abondants petits cristaux d'oxalate calcique, PL. V, FIG. **218**, (*pomeridianum*), qui empêchent les parois, un peu épaissies d'ailleurs, de s'affaisser jamais.

Reste l'assise externe, *a*, qui est seule à introduire quelques éléments nouveaux dans ce spermoderme jusqu'ici rigoureusement *chénopodique*. Ces éléments réalisent ici déjà quelques-unes de ces synthèses hybrides de

caractères *chénopodiques* et *caryophilliques*, auxquelles nous avons fait allusion dans nos généralités.

La différentiation stalactiforme continue à y imprimer le sceau du type *chénopodique*; mais il est rare qu'elle soit encore généralisée sur toute l'épaisseur de la membrane. Il y a là comme une détente, un mouvement de recul réclamé par l'entrée en scène des caractères *caryophilliques*, qui, outre qu'ils soustraient à la différentiation des zones diversement localisées de la membrane, donnent aux cellules des contours toujours plus ou moins sinueux, et, généralement aussi en relèvent la paroi externe en forme de dôme, FIG. **127**, PL. III (*cordifolium*), FIG. **210**, **211**, PL. V (*pinnatifidum*).

Cet antagonisme des deux sortes de caractères, amenant des fluctuations dans leur prépondérance relative, crée des variations apparemment profondes dans l'assise épidermique.

La formation de papilles cellulosiques contre la face externe des cellules, au début de l'épaississement secondaire de la membrane, paraît être un fait général dans toutes les espèces que nous avons examinées. A part l'espèce *spectabile*, où ces papilles sont moins rattachées entre elles, celles-ci se relient habituellement en un réseau qui ne se distingue d'une espèce à une autre que par la grandeur et le plus ou moins de régularité des mailles. Il résulte de la présence des papilles au début, que les couches minces dont la formation successive amène l'épaississement de la membrane secondaire sont ondulées. Dans la plupart des espèces, elles nous ont semblé conserver ce caractère jusqu'à la fin des progrès de l'épaississement.

Dans l'espèce *spectabile*, entre autres, elles le perdent au contraire assez vite, pour devenir plus régulières sur toute la zone, *é*, interne, FIG. **214**, PL. V. La zone externe, *e*, qui n'atteint guère qu'un tiers de l'épaisseur totale de la membrane, est seule différentiée. Les stalactites, vues de face, FIG. **215**, se montrent indépendantes et affectent des dimensions inégales. Les sinuosités des contours cellulaires sont relativement peu profondes. La face externe des cellules est presque plane, ce qui rend la graine lisse.

Les FIG. **217** à **219** empruntées à l'espèce *pomeridianum* montrent une certaine analogie de caractère entre celle-ci et la précédente. Les cellules y sont cependant plus profondément sinueuses et les stalactites se rattachent à un réseau complet, FIG. **219**, auquel, il est inutile, croyons-nous, de le faire remarquer, la cuticule externe, *c*, ne prend aucune part.

Malgré l'aspect extérieur fort différent de ses graines, l'espèce *tricolor* adopte à peu près les mêmes caractères spermodermiques, FIG. **206**, **207**.

C'est aussi ce que l'on observe, mais avec une atténuation plus marquée encore des membranes, dans l'espèce *crystallinum*, FIG. **220**. Cette figure reproduit une portion du spermoderme correspondante à celle marquée de la lettre, *x*, dans la FIG. **209**. C'est l'endroit où l'épaississement secondaire des membranes est le plus accusé et le plus précoce.

Dans l'espèce *cordifolium*, FIG. **124** à **128**, PL. III, entre autres particularités saillantes, l'examen le plus superficiel fait reconnaître que deux zones, *e*, *é*, FIG. **127**, de structure, de réfringence et de coloration différentes se partagent, d'une manière très nette, l'épaisseur de la membrane.

L'interne, formée de couches minces ondulées qui, de ce chef, paraissent perforées de pores étroits, reste blanche et ne prend pas la différentiation stalactiforme. L'externe qui présente celle-ci en même temps qu'une coloration très vive, accuse une structure plus dense, dont la FIG. **127** peut donner une idée, après le traitement par l'eau de javelle, qui diminue singulièrement le contraste préexistant entre les deux zones.

La FIG. **126** en reproduit une étape plus jeune; la FIG. **128**, une vue de face.

Enfin, l'espèce *pinnatifidum*, FIG. **209** à **211**, PL. V, très analogue en beaucoup de points à la précédente, s'en distingue néanmoins à première vue, par l'homogénéité absolue que présente, après l'action de l'eau de javelle, la zone externe, *e*. Celle-ci s'accroît par différentiation centripète aux dépens de la zone interne, *e'*, qui n'est cependant jamais entièrement entreprise. La FIG. **210** en retrace une étape plus jeune.

b) GENRE TETRAGONIA.

L'endocarpe ligneux de ces plantes nous remet en présence des formes dégradées du type *chénopodique* dans le spermoderme, FIG. **133**, PL. III.

L'assise *b'* du tégument interne, *ti*, y tient la place la plus marquante.

Les cellules y affectent d'assez grandes dimensions et présentent sur toutes leurs faces, avec une intensité remarquable, la striation caractéristique de cette assise. La FIG. **134** les montre de face.

Le tégument externe, *te*, formé de deux assises cellulaires, *a* et *b*, y occupe peu de place. Les éléments en sont écrasés dans le sens radial et régulièrement distancés les uns des autres dans chacune des deux assises, ce qui donne à celles-ci, vues de face, un aspect tout particulier.

L'écartement mutuel des cellules qui les constituent tient sans doute à ce que ces cellules perdant leur vitalité très tôt, et ne pouvant conséquemment

s'élargir en proportion du développement ultérieur de l'organe qu'elles recouvrent, se séparent les unes des autres et s'écartent dans la mesure réclamée par l'expansion de la graine pendant les dernières étapes de son développement. Néanmoins la cuticule externe, *c*, reste continue au dessus des cellules complétement disjointes; cas peu fréquent dans les végétaux supérieurs.

Des deux assises de ce tégument, l'interne, *b*, présente des cristaux d'oxalate calcique, *oc*, l'externe, *a*, la substance homogène de couleur brune, qui lui est habituelle.

L'ovule bitégumenté de ces plantes, FIG. **135**, PL. IV, ne s'écarte que par sa forme plus allongée de ceux que nous avons déjà rencontrés.

L'embryon devient relativement volumineux dans la graine, ce qui concorde encore une fois avec l'atténuation du spermoderme.

2° *Molluginées.*

La ressemblance du spermoderme du *Telephium imperati*, FIG. **131**, PL. III, avec ceux qui précèdent, ne va guère au delà de l'homologie des assises cellulaires qui le constituent.

Les deux téguments de l'ovule, FIG. **129**, s'y conservent intégralement; mais, tandis que le tégument interne, arrêté tres tôt dans son développement, ne se retrouve plus à la maturité de l'organe que sous une forme extrêmement réduite et difficile à mettre en lumière, le tégument externe, *te*, au contraire, prend dans ces deux assises cellulaires une extension radiale telle qu'on pourrait croire, à première vue, qu'il est seul à constituer le spermoderme.

Une substance brune sans structure visible occupe aussi bien l'assise interne, *b*, très développée radialement, que l'assise externe, *a*, épidermique. Celle-ci est formée de cellules à peu près isodiamétrales qui n'épaississent leur membrane que sur la face extérieure arrondie en calotte hémisphérique et que protège une cuticule homogène, *c*, très épaisse.

Les membranes secondaires, m'', de ces cellules sont exemptes de la différentiation stalactiforme et ne révèlent à l'analyse qu'une structure lamellaire. En coupe tangentielle, ces cellules sont polygonales, comme le montre la FIG. **132**, qui en reproduit une coupe optique au niveau des angles rentrants de la cuticule, *c*, dans la FIG. **131**.

On verra par l'examen de la FIG. **130**, qui représente une coupe de la graine à peu près mûre, que l'amande y est, de par ses caractères essentiels, rigoureusement conforme à celle des genres précédemment étudiés.

D. Illécébrées.

Le spermoderme des *illécébrées*, par ses caractères histologiques, s'adapte parfaitement au schéma de la FIG. **1**, commun, avons-nous dit, à toutes les *cyclospermées*.

Au point de vue cytologique, il n'offre que fort peu d'intérêt. Aussi la place que nous avons donnée à cette famille dans le tracé de la FIG. **4**, PL. I, à égale distance des deux extrémités de la ligne des abscisses, *CY*, est-elle légitimée bien plus par l'absence presque complète de caractères spermodermiques spéciaux, tant *chénopodiques* que *caryophylliques*, que par une fusion à proportions égales de ces deux sortes de caractères,

Il y a là, si l'on veut, non pas une combinaison, mais plutôt une neutralisation réciproque de ces caractères, qui dépouille le spermoderme de ces plantes de tout cachet d'originalité, quelle que soit d'ailleurs la nature du péricarpe.

Il suffira de le démontrer par quelques exemples.

Les ovules plus ou moins franchement campylotropes et bitigumentés de ces végétaux, rentrent par leurs caractères généraux dans les cadres connus : *Herniaria*, FIG. **136**, PL. IV; *Paronychia*, FIG. **139**; *Illecebrum*, FIG. **143**; *Corrigiola*, FIG. **147**; *Scleranthus*, FIG. **149**. Les mêmes lettres y désignent les parties homologues.

Leur développement similaire rend comparables en tous points les graines qui en résultent : *Paronychia*, FIG. **140**, en coupe transversale; *Scleranthus*, FIG. **150**, également en coupe transversale; *Illecebrum*, FIG. **144**, en coupe longitudinale, suivant le plan de symétrie de l'organe. Cette dernière figure permet d'observer, dans toute son étendue, l'étui endospermique, *alse*, dans lequel s'engaîne, du côté du micropyle, la portion radiculaire de l'embryon, *eb*, presque droit. Le reste de l'amande est évidemment formé, comme dans les autres genres, par un albumen féculent, *aln*, d'origine nucellaire. Nous ne multiplierons pas ces remarques que l'examen des figures citées peut aisément suggérer.

Le spermoderme, très semblable dans les deux genres, *Herniaria*, FIG. **137**, et *Paronychia*, FIG. **141**, où il assure seul la protection du germe, ne présente néanmoins qu'un faible épaississement de ses cellules épidermiques, qui sont en outre exemptes de différentiations secondaires. Les contours des cellules sont polygonaux ou très faiblement ondulés, FIG. **138** et **142**; leur face extérieure est plane; caractères qui les rapprochent plutôt du type *chénopodique*.

Les sinuosités plus accusées de ces mêmes cellules dans le spermoderme de l'*Illecebrum*, FIG. **146**, de face, FIG. **145**, en coupe radiale, accusent au contraire des tendances vers le type *caryophyllique*.

Il en est de même dans le *Scleranthus annuus*, FIG. **152**, de face, FIG. **151**, *spd*, en coupe, où le spermoderme reste très mince, destitué qu'il est de ses fonctions habituelles par l'intervention du péricarpe, *pic*, et du périanthe, *pia*, qui concourent l'un et l'autre par leurs éléments sclérifiés y' et y'', à la formation d'une coque résistante, pic^3, autour de la graine.

Une coque semblable, bien que due au péricarpe seul, *pic*, qui se sclérifie du côté externe, sur une épaisseur assez grande, *y*, dans le *Corrigiola littoralis*, FIG. **148**, provoque également une réduction du spermoderme, *spd*.

E. Portulacées.

Avec les *portulacées*, dont le fruit déhiscent ou bacciforme est sans influence sur le spermoderme, reparaît l'intérêt cytologique presque éteint dans la famille précédente.

Pendant que certains genres restent inféodés au type *chénopodique* et le reproduisent de la façon la plus pure et aussi la plus élégante, d'autres, sans renoncer aux caractères les plus saillants de ce type s'arrogent en outre les traits les plus marquants du type *caryophyllique*, et réalisent dans leurs cellules épidermiques, par des combinaisons harmonieuses, le plus haut degré de complexité dont ces éléments sont susceptibles dans les *cyclospermées*.

a) Genre Claytonia.

Parmi les premiers, le genre *Claytonia* tient la place principale.

Ne croirait-on pas, en jetant les yeux sur les FIG. **163** et **164**, PL. IV, se retrouver en présence du spermoderme des *amarantées*?

Rien ne dérange la similitude spermodermique entre ces végétaux si distancés cependant déjà au point de vue taxinomique. L'ordonnance générale des tissus y est identique, l'homologie des couches y est parfaite, la différentiation y atteint les mêmes éléments, les détails cytologiques qui en résultent sont rigoureusement semblables.

Remarquons seulement que les cellules tabulaires de l'assise interne, *b'*, seule conservée du tégument interne, FIG. **163**, PL. IV, sans acquérir une grande épaisseur radiale, prennent un développement tangentiel remarquable, FIG. **166**.

L'assise, *b*, interne du tégument externe, s'y dédouble souvent en deux ou trois couches de même nature. Les cellules épidermiques, *a*, outre qu'elles sont prismatiques comme dans la plupart des *chénopodiacées*, et recouvertes d'une cuticule mince, *c*, présentent dans leur membrane secondaire, *m''*, la différentiation stalactiforme la plus digne de ce nom, eu égard aussi bien à l'indépendance mutuelle des travées, *st*, qu'à leur parallélisme et la netteté de leur délimitation.

La fonte progressive, par l'eau de javelle, de ces travées, *st*, partielle en *A*, presque complète, en *B*, FIG. **165**, prouve qu'elles ne sont ici non plus que des portions différentiées de la membrane secondaire, puisque la disparition de celles-là n'introduit pas de solutions de continuité dans celle-ci. Seule une striation radiale reste comme témoin des travées disparues et a sa raison dans une légère inégalité de réfringence entre les parties différentiées et non différentiées, chez lesquelles l'intensité relative de ce caractère optique est intervertie après l'action du réactif.

Les *amarantées* nous ont déjà fourni matière à pareille observation. Qu'il suffise d'en avoir marqué de nouveau l'effet optique sur la face externe des cellules dans l'objet actuel, FIG. **164**.

A l'état frais, les sections rondes des stalactites s'y traduisent sur le fond nuancé de la membrane, comme des points plus colorés, en *A;* en *B*, la décoloration rapide, provoquée par un commencement d'action de l'eau de javelle, dans la substance membraneuse rend plus apparent le contraste entre la section des stalactites et les parties intermédiaires; en *C*, la décoloration complète des stalactites elles-mêmes s'accompagne d'une grande diminution de réfringence de ces éléments, qu'on pourrait prendre alors pour des perforations de la membrane.

L'ovule, FIG. **161**, ne présente rien que nous ne connaissions déjà.

La FIG. **162**, est une coupe transversale de la graine suivant une direction qui ne rencontre qu'une fois l'embryon, *eb*, mais qui permet d'observer l'appendice funiculaire *afn*, qui lui reste adhérent.

La surface en est particulièrement lisse; l'albumen féculent, *aln*, y est d'origine nucellaire; la coupe passe trop loin du micropyle pour rencontrer l'étui endospermique huileux qui est peu étendu; bref, cette graine, comme celle des autres *portulacées*, n'introduit aucune note discordante dans l'uniformité qui règne dans la structure essentielle de cet organe d'un bout à l'autre de la série des *cyclospermées*.

b) Genre Calandrinia.

Entre le *Claytonia perfoliata* et certaines espèces de *Calandrinia* : *Andrewsii*, *umbellata*, *micrantha*, etc., l'analogie spermodermique est frappante. Celle-ci repose sur la reproduction également servile des caractères *chénopodiques*. Seule, peut-être, la structure alvéolaire adoptée par ces dernières dans leur différentiation stalactiforme constitue un trait distinctif bien définissable. C'est ce qui donne aux cellules épidermiques, vues de face, l'aspect réticulé de la FIG. **170**, plus visible après une décoloration partielle par l'eau de javelle, FIG. **171**.

On peut remarquer en outre que les travées stalactiformes y sont légèrement convergentes, FIG. **169**, et entreprennent, par leurs bases initiales, les parois radiales des cellules.

Ces figures empruntées à l'espèce *Andrewsii*, de même que l'ovule, FIG. **167**, et la coupe transversale de la graine, FIG. **168**, donnent une idée suffisante des caractères moyens des autres espèces citées plus haut, pour que nous puissions nous dispenser de les reproduire individuellement.

Seule, à notre connaissance, l'espèce *speciosa* ou *grandiflora* introduit dans son spermoderme des éléments spéciaux, qui lui impriment un cachet remarquable d'originalité.

C'est ce dont on pourra s'assurer par l'examen des FIG. **190** à **196**, PL. V, qui toutes s'y rapportent.

L'ovule, représenté FIG. **190**, ne laisserait aucunement soupçonner, à cette étape, la formation papillaire épidermique dont la graine, FIG. **196**, fournit un si bel exemple. Ce n'est qu'un peu plus tard, FIG. **191**, que les cellules se soulèvent en papilles cylindriques, *p*, pendant que le protoplasme, presque dépourvu d'enclaves, devient très vacuoleux. Ces papilles s'accroissent rapidement en s'étranglant un peu à leur base, FIG. **192**, et se trouvent bientôt fixées dans leur forme définitive, en massue, par l'épaississement modéré de leur membrane. Celle-ci reste en continuité directe avec celle de la face supérieure des cellules, *cm''*, dont l'épaississement est plus accentué. Cette membrane, de formation secondaire, se cutinise légèrement, reste homogène et conserve jusqu'à la maturité de l'organe les caractères promptement acquis qui en font une espèce de cuticule.

Dans le protoplasme assez rare se trouvent disséminés des globules d'huile, *h*, qui émigrent partiellement, plus tard, dans les papilles où ils s'accumulent et restent sans emploi après la cessation des phénomènes cytologiques dont l'assise épidermique est le siége.

Entre temps, au sein du protoplasme devenu plus dense et accumulé contre la face externe des cellules, il se forme, FIG. **193**, une membrane, *m''*, d'un tout autre aspect et essentiellement cellulosique, qui, douée de la différentiation stalactiforme dès son début, ferme bientôt toute communication, en *x*, entre les papilles et le reste des cellules, et s'accroît d'une façon centripète, de manière à envahir finalement la moitié de la cavité cellulaire. L'autre moitié reste occupée par une matière homogène brune, qui s'est peu à peu substituée au protoplasme.

L'aspect définitif du spermoderme, abstraction faite de tout contenu cellulaire, est reproduit dans la FIG. **194**.

L'assise épidermique y a un développement radial considérable. La différentiation stalactiforme de l'épaisse membrane secondaire formée en dernier lieu revêt un cachet tout particulier de délicatesse. Les travées se rattachent directement sur la face externe, en-dessous de la cuticule transparente, *cm''*, FIG. **195**, à un réticulum à mailles très petites, qui s'étend jusque sur les parois de la partie inférieure des papilles, où il s'atténue insensiblement pour disparaître tout à fait plus haut.

On remarquera que les contours des cellules sont polygonaux. Ces mêmes cellules prennent quelques couches d'épaississement sur leur face interne, FIG. **194**; l'épaisse membrane secondaire externe est comme déchiquetée à sa limite interne par la présence de prolongements cellulosiques, *pc*, très réduits dans cet objet, mais que nous devons cependant signaler pour pouvoir les rapprocher dans la suite d'autres formations du même genre, mais mieux caractérisées.

c) Genre Talinum.

Le *Talinum patens* n'est pas sans quelque analogie avec l'espèce précédente; ce sont encore, en effet, les caractères *chénopodiques* qui y prédominent : forme polygonale des cellules épidermiques, FIG. **202**, différentiation stalactiforme de leur membrane secondaire, *m''*, FIG. **201**, striation habituelle dans l'assise, *b'*, du tégument interne, FIG. **204**, de face.

L'élément le plus caractéristique du spermoderme de cette espèce est la présence, sur chaque cellule, d'un bouton de forme peu allongée, *p*, qui s'obtient par un soulèvement en papille de la partie médiane de la face externe des cellules jeunes, FIG. **199**, et qui, après s'être étranglé plus ou moins à sa base, pour prendre une forme sensiblement sphérique se comble bientôt par la membrane secondaire qui apparaît sur ses parois, d'abord sous la

forme de villosités cellulosiques, au même titre que sur le reste de la face externe des cellules, FIG. **200**.

On verra dans cette figure et dans la suivante, **201**, que les stalactites, *st*, arquées et convergentes dans toute l'étendue de la membrane secondaire, *m''*, sont radiées dans les papilles en boutons, *p*, pour rester ainsi, autant que possible, perpendiculaires à la paroi où elles s'insèrent.

Elles affectent dans leur ensemble la structure alvéolaire visible, de face, sous l'aspect réticulé de la FIG. **202**, sauf sur les papilles, où les stalactites restent plus indépendantes entre elles. La cuticule externe, *c*, est mince et sans structure apparente.

La FIG. **203** traduit les mêmes détails, après une décoloration partielle due à l'action de l'eau de javelle. Les papilles sont les premières à en subir l'effet.

On remarquera dans la FIG. **198**, qui représente une coupe transversale de la graine, que les papilles font généralement défaut sur les flancs de l'organe qui est lenticulaire, et ont leur plus grand développement sur son pourtour aminci.

La FIG. **197** en reproduit l'ovule.

d) GENRE MONTIA.

C'est dans le *Montia fontana* que nous rencontrons pour la première fois, sans exclusion des autres, des caractères *caryophylliques* bien accusés, et tout particulièrement le feutrage cellulosique formé de cordons enchevêtrés, *pc*, FIG. **155**, PL. IV, qui constitue l'une des choses les plus intéressantes de cette étude. Il n'est guère d'objets, même dans les *caryophyllées*, qui puisse en donner une meilleure idée. Cette formation est spécialement remarquable par la netteté de sa structure dans les cellules moins rapprochées du terme de leur évolution, comme celles de la FIG. **159**.

N'est-il pas étonnant que LOHDE (1), qui s'est occupé avant nous de la structure spermodermique de ces plantes, ait pu ne pas remarquer ou s'abstenir de noter ce qui constitue la partie la plus frappante des cellules épidermiques.

Ces cordons, prolongements de la membrane secondaire fort développée contre la face externe hémisphérique des cellules, convergent vers le centre

(1) GEORG LOHDE : Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen; Inaug. Dissert., Naumburg, A/S, 1874.

en s'entrecroisant d'une façon très irrégulière. Peu épais au début ils grossissent encore lorsqu'ils ont acquis tout leur développement en longueur, et rendent ainsi finalement plus dense le feutrage assez lâche de la FIG. **159**.

La substance homogène brune, qui se substitue peu à peu au protoplasme et qui finit par occuper toute la cavité cellulaire avec une consistance qui la rapproche de plus en plus de l'état solide, s'insinue en même temps entre les cordons cellulosiques, s'y fige en quelque sorte et fait corps avec eux; si bien qu'on pourrait croire à une substance continue, si l'on ne prenait soin d'en manifester l'hétérogénéité par des réactifs appropriés et spécialement par l'eau de javelle.

La membrane pleine externe, *m''*, FIG. **155**, adopte la différentiation stalactiforme, avec des travées très rapprochées, distribuées suivant les rayons de la courbe régulière des cellules, et une structure alvéolaire traduite, FIG. **156**, sur la face externe de ces éléments polygonaux, en coupe tangentielle, par un réticulum à mailles irrégulières et très serrées.

Ici, comme dans tous les cas où il y a différentiation stalactiforme dans la membrane secondaire, celle-ci débute par l'apparition de petites villosités cellulosiques, FIG. **157**, *A* en coupe; *B*, de face; qui conservent à la membrane, pendant une bonne partie de la durée de son épaississement, une limite interne déchiquetée, comme dans la FIG. **158**, où l'on observera en même temps l'accumulation du protoplasme, *pr*, assez riche en fécule, *f*, contre la membrane en voie de formation.

Ces cellules prennent tardivement quelques couches d'épaississement sur leur face interne, FIG. **155**.

La cuticule, *c*, qui les recouvre à l'extérieur est mince et comme parsemée de petites protubérances en forme de petites poches étranglées à leur base et obtenues, ce semble, par soulèvements locaux et très circonscrits de la lamelle cuticulaire.

L'assise interne, *b*, de la primine est généralement dédoublée et transformée en un tissu méatique.

La couche, *b'*, qui représente seule la secondine, affecte sur toutes les faces de ses éléments la striation, FIG. **160**, qui lui est habituelle.

L'ovule, FIG. **153**, remarquable par ses formes gracieuses, n'offre néanmoins aucune différence constitutionnelle avec ceux des autres *cyclospermées*.

A part l'orientation particulière des feuilles cotylédonaires, *ceb*, la coupe transversale de la graine, FIG. **154**, n'offre rien d'anormal, si ce n'est, assez fréquemment, une déformation du périsperme, *aln*, due à l'accumu-

lation dans l'assise, *b'*, du tégument interne de la matière homogène brune essentielle à cette couche, aussi bien qu'à l'assise épidermique. Pour avoir son siége dans une autre assise du spermoderme, ce processus tératologique n'amène pas des résultats différents de ceux dont nous avons parlé à propos de certaines espèces de *Chenopodium*.

Il en résulte également, par déchirure des parois radiales des cellules, sur des plages plus ou moins étendues, la formation de poches qui s'amplifient en refoulant les tissus sous-jacents. C'est du reste, la même substance qui les provoque. Celle-ci ne fait peut-être que trahir de la sorte certaine propriété physique, qui lui permettrait l'absorption de quantités considérables d'eau dans des circonstances qu'il serait avantageux de pouvoir déterminer. Nous comptons nous en occuper plus tard.

e) Genre Portulaca.

La substitution des caractères *caryophylliques* aux caractères *chénopodiques* réalise un nouveau progrès dans le genre *Portulaca*.

C'est tout d'abord la forme des cellules épidermiques qui est atteinte. Dorénavant nous ne leur verrons plus prendre, qu'à titre tout à fait exceptionnel, les contours polygonaux qui antérieurement constituaient la règle et conservaient la prédominance au type *chénopodique*.

Nous nous trouvons ici sur le véritable terrain de la lutte entre les deux tendances qui se manifestent dans le spermoderme des *cyclospermées*, et nous n'aurons pas besoin de sortir du genre *Portulaca* pour assister au triomphe définitif du type *caryophyllique*, par l'introduction d'un facteur nouveau : la cuticule ouvragée, dont nous n'avons encore jusqu'ici rencontré aucun exemple.

A ce titre, les espèces qui en sont dépourvues doivent nous occuper les premières.

§ 1. *Espèces à cuticule mince.*

C'est d'abord le *Portulaca oleracea*, dont nous avons traduit les traits spermodermiques dans la fig. **175**, Pl. IV.

Outre la forme des cellules épidermiques, dont on se fera une idée exacte par la comparaison de leurs divers aspects sur cette coupe radiale avec la vue de face de la fig. **177**, on remarquera que, malgré la présence des cordons cellulosiques à l'intérieur, la membrane secondaire, *m''*, est restée assujettie à l'extérieur à une différentiation stalactiforme qui ne le

cède en rien, pour la netteté de ses détails, aux plus beaux exemples de cette formation dans les *chénopodiacées*.

Pas n'est besoin de rappeler le processus particulier d'épaississement de la membrane, toujours corrélatif de cette différentiation. La FIG. **176** en fournit du reste la preuve, empruntée qu'elle est à une graine relativement jeune dont les membranes épidermiques externes sont loin d'avoir acquis leur complet développement.

Plus tard, lorsque se forment les cordons cellulosiques, *pc*, visibles dans la FIG. **175**, un revêtement de même nature qu'eux renforce les parois internes et latérales des cellules restées minces jusque-là : c'est un nouvel exemple d'une succession de deux ou plusieurs étapes nettement distinctes dans la formation des membranes secondaires. Il nous remet en mémoire les remarques déjà faites antérieurement à ce sujet. Nous verrons dans la suite que ce phénomène, par sa constance dans toute l'étendue des *cyclospermées*, y prend la valeur d'un caractère général.

La graine de cette espèce est représentée en coupe dans la FIG. **174**.

L'ovule, FIG. **173** présente, sous sa forme la plus développée, la chambre à air, *o*, qui se développe au voisinage de la chalaze entre les deux téguments ovulaires, et qui semble constituer un caractère de famille chez les *portulacées*. On la retrouvera, avec des dimensions moindres, dans les FIG. **153, 161, 167, 190, 197.**

Ce n'est là du reste qu'une particularité sans importance, dépourvue qu'elle est d'influence sur la structure anatomique de l'organe. Purement transitoire, cette chambre se réduit rapidement pendant le développement de l'ovule et ne laisse aucune trace dans la graine.

La FIG. **186**, PL. V, d'une très jeune graine, en coupe longitudinale, dans l'espèce *pilosa* ou *Thorburnii*, montre que tout vestige en a disparu.

Les caractères épidermiques de cette espèce sont essentiellement les mêmes que dans la précédente. La FIG. **188** en est une coupe radiale dans une graine incomplétement mûre: la FIG. **189**, une vue de face d'une cellule épidermique, trahissant sur la partie la plus superficielle un réticulum irrégulier, très fin, *x*, qui est dû à une structure particulière de la différentiation stalactiforme sur la zone la plus externe, traduite en coupe transversale, en *x*, dans la FIG. **188**. Plus bas, les travées, *st*, plus grosses sont aussi plus indépendantes entre elles et rappellent, sous une coupe tangentielle, l'aspect de la FIG. **177** dans l'espèce *oleracea*

La FIG. **187** enfin nous remet devant les yeux un exemple de la défor-

mation dont le périsperme de ces plantes est souvent l'objet, par suite d'une accumulation exagérée dans les cellules à membranes striées de l'assise *b'*, du tégument interne, de la substance homogène brune qui les remplit normalement. La poche, *o*, produite dans les circonstances que nous avons rappelées à propos du genre *Montia*, donnera facilement une idée générale des résultats de ce processus pathologique, dont les manifestations peuvent être d'ailleurs des plus variées.

§ 2. *Espèces à cuticule structurée.*

La distinction entre les espèces à cuticule structurée et celles qui sont dépourvues de ce détail spermodermique peut même s'établir sur un simple examen macroscopique des graines. Tandis que les dernières conservent à la dessiccation leur couleur noire mate, les premières prennent rapidement dans la même circonstance une teinte lustrée, livide, cendrée, qui s'explique par l'action spéciale de la cuticule sur la lumière, qu'elle réfléchit à la façon d'une surface métallique, ou mieux de la plombagine qui en a de plus la couleur.

C'est le cas pour le *Portulaca grandiflora*, dont la FIG. **181**, PL. V, traduit les traits du spermoderme définitivement constitué, abstraction faite naturellement de tout contenu cellulaire.

On y verra de suite que, à part la cuticule, *c*, tous les détails en sont calqués sur ceux de l'espèce *oleracea*. Tout au plus la forme un peu différente des cellules mérite-t-elle de fixer un moment l'attention. Vues de face avec leur papille centrale dans la FIG. **182**, où l'on s'assurera aisément de l'isolement mutuel des stalactites, *st*, elles se montrent sous divers aspects, en coupe radiale, dans la FIG. **180**.

La cuticule, *c*, a une épaisseur uniforme et assez restreinte. La seule structure qu'on puisse y reconnaître à ce faible grossissement consiste dans une striation radiale, très délicate. Nous ne nous occuperons pas maintenant d'en rechercher ni la structure vraie, ni la genèse, ni la composition chimique. Qu'il suffise de remarquer que son apparition est très précoce et qu'elle paraît résulter, FIG. **178**, d'une différentiation spéciale des tout premiers vestiges d'épaississement secondaire, *cm''*, de la membrane, sur la face externe des cellules.

Ce n'est qu'après l'établissement complet de la cuticule, *c*, FIG. **179**, que l'épaississement ultérieur prend sa marche habituelle dans les objets qui présentent la différentiation stalactiforme.

Nous nous arrêterons à cette étape seulement pour faire observer que, parmi les enclaves visibles dans le protoplasme, l'huile occupe une place dont l'importance s'est accrue progressivement à partir des *chénopodiacées*, et que nous avons vue être prépondérante dans les *Calandrinia*.

La formation de la cuticule dans l'espèce *mucronata*, d'après les FIG. **183** et **184**, fournit matière aux mêmes observations. Ces figures ne seront néanmoinspas inutiles, si elles contribuent à prouver l'uniformité du mode d'évolution du spermoderme dans ces plantes.

Dans la FIG. **183**, on remarquera la présence de cristaux d'oxalate calcique et de globules d'huile dans l'assise, *b*, du tégument externe; ce qui confirme les observations déjà faites au sujet de la localisation de l'oxalate calcique dans le spermoderme des *cyclospermées*.

On se rendra compte par la FIG. **185**, de l'aspect causé par la cuticule, *c*, sur la face externe des cellules. Les striations visibles sur la coupe radiale, sous la forme de petits bâtonnets parallèles, se traduisent ici par un pointillé très dense et régulier.

F. Caryophyllées.

Les *portulacées* nous ont montré l'envahissement progressif du spermoderme par les caractères *caryophylliques*. Néanmoins il ne nous a pas été permis d'affirmer leur prédominance même chez les *Portulaca*, où ces caractères, quelque bien accusés qu'ils fussent, étaient cependant encore contrebalancés par d'autres dont l'influence n'était certainement pas moindre sur la physionomie générale du spermoderme.

Ce n'est qu'à la frontière des *caryophyllées* que nous voyons les caractères *chénopodiques* céder définitivement la place à ceux du type *caryophyllique*, pour laisser ceux-ci régenter le spermoderme d'une manière exclusive.

La différentiation stalactiforme disparaît brusquement et sans retour. Seule la striation de l'assise, *b'*, en reparaissant parfois encore, sous une forme équivoque, perpétuera jusqu'à l'extrême limite des *cyclospermées*, l'influence de plus en plus affaiblie du type *chénopodique*.

Ainsi se trouve légitimé ce que nous avons dit de l'importance de ce caractère, qui, pour être moins saillant, est néanmoins le plus constant et le plus indestructible de tous ceux que nous avons vus établir des liens de parenté entre toutes les familles qui font l'objet de nos présentes recherches.

Les caractères *caryophylliques*, en présence desquels seuls nous allons nous trouver dorénavant, ne manquent pas de la variabilité suffisante pour introduire dans le spermoderme une grande mobilité de physionomie. L'examen d'un nombre suffisant de genres de chacune des trois tribus, que l'on s'accorde à reconnaître dans cette famille, nous apprendra si elles présentent des caractères tranchés au point de vue spermodermique.

1° *Polycarpées.*

Le but que nous poursuivons dans cet exposé étant précisément de rendre manifeste pour le lecteur l'uniformité de structure de la graine que nos recherches sur les *cyclospermées* nous y ont fait reconnaître, on ne devra pas trouver étrange que nous nous soyons donné la peine de figurer des objets entre lesquels il est peu aisé de saisir un trait différentiel. La constance des caractères des organismes est un fait aussi digne de remarque que leur variation; ni l'une ni l'autre ne se présume; elles requièrent les mêmes procédés de démonstration.

Cette observation nous est suggérée par l'ovule campylotrope et bitégumenté du *Polycarpon tetraphyllum*, que nous avons représenté, FIG. 221, PL. VI, malgré qu'il ne s'écarte en rien de la structure essentielle que nous avons reconnue à cet organe dans un grand nombre déjà de genres les plus différents du groupe naturel qui nous occupe.

Les deux téguments ovulaires se retrouvent dans le spermoderme, FIG. 222, de la graine mûre : la primine, intégralement, par les deux assises cellulaires *a* et *b*; la secondine, partiellement, par son assise interne, *b'*, l'externe subissant ici encore la résorption à laquelle nous l'avons vue assujettie à partir des *chénopodiacées*.

Si l'on ajoute que les trois cuticules, *c*, *c'*, *c''*, y ont la même origine et la même valeur interprétative que précédemment, on aura la clef de cette figure comme de toutes celles qui vont suivre dans les deux dernières planches. On pourra ainsi se convaincre que la trame histologique très simple, que nous avons schématisée dans la FIG. 1, peut s'adapter aux exigences de toutes les *cyclospermées* sans subir d'autres modifications que celles qu'autorise la variabilité étonnante de l'assise épidermique.

On remarquera que le spermoderme de *Polycarpon* manque de formation cuticulaire structurée; les prolongements cellulosiques internes, *pc*, de la membrane secondaire s'y produisent au contraire très bien, et y réalisent

un feutrage délicat qui se traduit même fort visiblement sur la vue de face des cellules, sous l'aspect de la FIG. **223**.

Dans le *Polycarpæa Tereniffæ*, FIG. **224**, c'est l'inverse qui se produit : la cuticule ouvragée existe sous la forme de bâtonnets, *z*, parallèles et relativement fort distancés; les cordons cellulosiques internes font défaut.

Il en est de même dans le *Drymaria cordata*, où le développement plus considérable des cellules épidermiques et de leurs détails facilite beaucoup l'analyse de ces derniers, FIG. **252**. Aussi constatera-t-on aisément qu'au niveau supérieur des bâtonnets, *z*, de la formation cuticulaire règne une membranule continue, *c*, difficile à observer dans la coupe précédente. Elle représente la cuticule primitive, seule comparable avec celle du type chénopodique. Nous aurons plus tard à établir ses rapports avec les formations sous-jacentes, dont il faudra rechercher la nature ou tout au moins contrôler les assertions que HEGELMAIER (1) a formulées à leur sujet.

La forme bizarre des cellules mérite de fixer l'attention.

La FIG. **252** traduit les contours très tourmentés que les parties libres papillaires des cellules présentent dans leur état normal. On ne doit pas y voir un effet de l'affaissement partiel de ces cellules, causé par les manipulations. On ferait d'autant plus vite cette dernière supposition que l'épaississement de la membrane y est relativement moins accusé, même contre la face externe; contre la face interne il fait totalement défaut.

Nous croyons inutile d'appeler de nouveau l'attention sur la présence d'une substance homogène brune dans les cavités cellulaires des assises *a* et *b'*. Nous avons suffisamment établi la généralité de ce caractère pour que nous soyons dispensé d'en faire la remarque dans chaque cas particulier.

2° *Alsinées.*

Avant de rechercher si les *alsinées* présentent au point de vue spermodermique des caractères nettement distincts de ceux des autres tribus, il nous semble avantageux, eu égard aux différences profondes d'aspect qu'on y observe, de faire au préalable la revue de leurs principaux genres. Les caractères les plus constants s'en dégageront naturellement.

(1) J. HEGELMAIER : Ueber Bau und Entwicklung einiger Cuticulargebilde; Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band IX, p. 286.

a) Genre Stellaria.

En raison de son grand développement et de la netteté de ses détails, le spermoderme de l'espèce *holostea* peut être considéré comme le type de la tribu.

Issu des deux téguments de l'ovule, fig. **236**, il est représenté dans son ensemble, sous un faible grossissement (A × *oc.* 1), autour de la graine, coupée suivant une direction qui rencontre deux fois la partie cotylédonaire de l'embryon, *ceb*, fig. **237**. Figuré, en partie, sous un grossissement plus fort, fig. **238**, il se montre formé de trois assises cellulaires, dont deux reviennent à la primine, l'interne seule à la secondine. Celle-ci est occupée par la substance homogène habituelle; la même substance existe aussi dans l'assise épidermique, non plus cependant d'une manière exclusive, comme dans les exemples précédents, mais en présence d'une certaine quantité de fécule qui s'y retrouve encore à la complète maturité.

Ces cellules, fortement relevées à l'extérieur en larges papilles, sont recouvertes d'une formation cuticulaire très développée, qui, après l'action de l'eau de javelle, revêt sur la coupe l'aspect d'une frange d'une facture très délicate. La lamelle fort mince, *c*, qui la limite à l'extérieur, est souvent conservée là où l'objet n'a pas subi de froissement; ailleurs les fibrilles, *z*, se montrent plus ou moins isolées les unes des autres et semblent flotter librement.

Vues de face, fig. **239**, ces cellules affectent des contours très irréguliers. Déjà très accusées sur la ligne de contact tout à fait externe, m', des cellules, ces sinuosités deviennent encore beaucoup plus profondes plus bas; les parties en saillie d'une cellule *A*, par exemple, s'engageant très loin sous les parties en retrait d'une cellule voisine, *B*; et réciproquement, suivant les flèches qui marquent la direction des membranes secondaires, m'', dans la zone inférieure à la ligne m'. Ce sont les replis, *r*, ainsi formés dans les membranes qui se retrouvent jusqu'au centre des cellules, sur la coupe radiale, avec l'aspect qu'ils affectent dans la fig. **238**, où leur présence avait besoin d'être interprétée.

On remarquera l'absence de prolongements cellulosiques de la membrane secondaire. La limite interne en est au contraire très nette. L'épaisseur s'en atténue progressivement, des parois externes vers les internes; elle est encore très sensible sur les parois latérales.

La couche sous-épidermique offre une très jolie cristallisation d'oxalate calcique. Les cellules en sont petites; les membranes minces. Entre cette couche et la troisième, l'interne, il règne une cuticule, c', témoin de la distinction originelle des deux téguments ovulaires.

La plupart de ces remarques s'appliquent à l'espèce *media*, FIG. **240**.

Indépendamment de la formation cuticulaire qui est ici moins épaisse et mieux limitée que dans l'espèce précédente, la surface externe des cellules épidermiques présente ici une série de boutons, q, assez régulièrement répartis, qui atteignent ou dépassent légèrement l'épaisseur de la cuticule ouvragée. Ces verrues se rattachent directement à la membrane secondaire dont elles partagent la nature chimique. Nous nous occuperons plus tard de leur genèse.

La FIG. **241** les présente de face sur la paroi externe d'une cellule, où la formation cuticulaire se traduit sous l'aspect d'un pointillé régulier.

La FIG. **242**, empruntée à une graine encore jeune de l'espèce *graminea*, servira à démontrer que, conformément à ce que nous avons avancé antérieurement à ce sujet, la formation cuticulaire, cm'', précède l'apparition des couches concentriques de la membrane secondaire définitive. Celle-ci ne se forme qu'ultérieurement.

Dans cette espèce, les cellules de l'assise, b', interne, prennent un développement radial qui dépasse de loin la moyenne.

b) Genre Cerastium.

Les caractères spermodermiques y sont très analogues à ceux du genre précédent.

Ils atteignent leur plus beau développement dans l'espèce *aquaticum*, dont l'ovule est représenté, FIG. **243**, la graine en coupe transversale, FIG. **244**, une portion du spermoderme plus grossi, FIG. **245**. Les stries parallèles, γ, de la formation cuticulaire y sont habituellement très grosses, et traduisent, même à ce faible grossissement, des sections polygonales sur la face externe des cellules, FIG. **247**.

Les contours de celles-ci, déjà sinueux du côté externe, le sont encore bien plus du côté interne. Nous avons représenté, FIG. **246**, l'aspect auquel elles donnent lieu, tant par l'enchevêtrement des cellules voisines, A, B, C, que par les replis que chacune d'elles présente dans sa propre membrane.

On se fera par là une idée de la difficulté qu'il y a parfois à saisir les vrais rapports des cellules voisines sur les sections radiales, où elles sont

beaucoup plus souvent coupées dans leurs ramifications que dans leur partie centrale, seule habituellement relevée en dôme, conformément aux FIG. **241** et **247**.

Dans la plupart des aures espèces, indigènes, *arvense*, *brachypetalum*, *glomeratum*, *triviale*, *semidecandrum* etc., la forme des cellules est notablement différente. La FIG. **249** donnera une idée de la manière dont une cellule, *A*, par exemple, vue en coupe faciale optique, s'engrène avec ses voisines, *B*, *C*, *D*, *E*.

Dans la coupe radiale, FIG. **248**, on remarquera, outre la courbe qui leur est spéciale, l'épaisseur habituellement moindre de leur membrane sous la partie apicale, et les dimensions réduites de la formation cuticulaire.

c) Genre Holosteum.

La particularité la plus saillante du spermoderme de l'*Holosteum umbellatum* est l'écrasement des cellules épidermiques, qui manifestent à peine une légère voussure vers l'extérieur, seul côté où la membrane secondaire ait une épaisseur appréciable, FIG. **255**, PL. VII.

La formation cuticulaire, *cm*″, y est très nette; elle se traduit sous la forme d'un pointillé grossier, sur la face externe de la cellule, FIG. **256**. La FIG. **257**, reproduit une coupe de la graine qui est écrasée, comme on sait, non pas dans le sens latéral, mais bien dans le sens antéro-postérieur. Ce sont toujours les mêmes désignations.

d) Genre Spergularia.

L'espèce *segetalis* a des cellules épidermiques relevées en papilles suivant une courbe peu commune, FIG. **258**; la formation cuticulaire y revêt un cachet particulier de rigidité. L'espèce *rubra* présente un aspect assez semblable, FIG. **259**, et se fait remarquer en outre par une épaississement bien accusé de la paroi tangentielle interne des cellules de l'assise, *b*, sous-épidermique. On ne constate que des différences superficielles dans l'espèce *salina*.

e) Genre Arenaria.

Les deux FIG. **260** et **261** empruntées, la première à l'espèce *hispida*, la seconde à l'espèce *serpyllifolia* présentent déjà des différences extérieures qui s'accentuent encore dans d'autres espèces, telles que *laricifolia*, *gypso-*

phila, *trinervia*, *longifolia*, etc.; mais sans amener cependant aucune perturbation essentielle dans la trame spermodermique. Au contraire, celle-ci semble se rapprocher du type primitif par la conservation égale, quoique sous une forme très atténuée, des deux assises cellulaires, a', b', du tégument interne.

La formation cuticulaire structurée y est partout à peu près la même et peu remarquable.

f) Genre Sagina.

Ces observations s'appliquent également au genre *Sagina*, dont la fig. **262** reproduit le spermoderme dans l'espèce *glabra*. Les cellules épidermiques sont peu relevées; leurs contours sont ondulés, fig. **263**. La formation cuticulaire s'y révèle sous l'aspect ordinaire.

g) Genre Alsine.

Le spermoderme n'y présente rien que les genres précédents ne nous aient déjà montré. L'espèce *tenuifolia* a ses cellules épidermiques relevées en papilles suivant une courbe régulière.

h) Genre Heliosperma.

Les graines aplaties d'*Heliosperma alpestre*, fig. **251**, Pl. VI, doivent leur nom au développement exagéré des cellules épidermiques, aux deux extrémités de la coupe où elles prennent la forme de longs poils cylindriques, qui rendent la graine radiée sur tout son pourtour aminci. Ce n'est là qu'un cas exagéré du soulèvement en papilles des éléments épidermiques, qui constitue la règle dans la plupart des *alsinées*. Nous aurions pu faire remarquer un cas semblable dans l'*Arenaria laricifolia*; nous allons en rencontrer un nouvel exemple, beaucoup plus remarquable, dans le genre *Spergula*.

i) Genre Spergula.

Par leur forme en massue et leur facies curieux, les poils, p, p', fig. **228**, Pl. VI, dans le *Spergula arvensis*, constituent le plus grand élément d'intérêt de son spermoderme. Ce ne sont bien non plus que des papilles exagérées, qui doivent leur aspect particulier tant à l'étranglement de leur partie inférieure, qu'aux replis transversaux et parallèles de leur membrane.

Ces replis de premier ordre, vus en perspective sur le poil, *p'*, intéressent toutes les couches concentriques constitutives de la membrane secondaire, mais avec une intensité décroissante de l'extérieur vers l'intérieur, comme on peut s'en convaincre sur la coupe du poil tant longitudinale, FIG. **228**, *p*, que transversale, FIG. **230**. D'autres replis, de second ordre, plus petits et extrêmement nombreux, n'intéressent que les couches les plus périphériques et donnent aux premiers une surface verruqueuse. Une lamelle cuticulaire très mince les circonscrit étroitement.

Les mêmes replis, grands et petits, se traduisent d'une façon identique dans la membrane externe des cellules épidermiques proprement dites, dont la plupart du reste n'ont pas d'appendice papillaire.

D'après la figure que GODFRIN(1) a donnée avant nous de cet intéressant objet, on croirait que les petites verrues qui recouvrent la surface du spermoderme sont une formation externe, indépendante de la membrane secondaire; il n'en est rien.

L'examen des étapes jeunes le prouverait au besoin, si l'observation attentive des coupes radiales, convenablement traitées, ne suffisait pour y découvrir, comme dans la FIG. **228**, en *x*, les circonvolutions des lamelles externes de la membrane secondaire, *m''*, auxquelles ces petits mamelons doivent leur formation.

Contrairement aussi à l'assertion du même botaniste, les couches successives de la membrane secondaire des cellules épidermiques ne sont pas concentriques, attendu qu'elles ne s'appliquent au début que contre les deux faces tangentielles, externe et interne, et laissent libre de tout revêtement une partie, de plus en plus réduite sans doute, mais néanmoins toujours visible des parois latérales ou radiales.

La vue de face des cellules, FIG, **231**, traduit très bien les replis ou circonvolutions nombreuses qui intéressent la zone superficielle des membranes secondaires. Plus bas, FIG. **232**, ces circonvolutions n'existent plus.

Les éléments tabulaires de l'assise, *b*, interne du tégument externe, *te*, prennent aussi quelques couches d'épaississement sur leurs parois tangentielles, tant externe qu'interne. Leurs parois radiales restent minces.

Quant au tégument interne, *ti*, il est tellement atrophié et écrasé entre le tégument externe, *te*, et la cuticule propre au périsperme amylacé, *aln*, sur la plus grande partie de la surface de la graine, qu'on ne parvient à le

(1) JULIEN GODFRIN : Étude histolcgique sur les téguments séminaux des angiospermes; Nancy, 1880, p 63.

saisir que sur les coupes les mieux préparées. On ne le retrouve suffisamment bien conservé qu'au voisinage du micropyle, en *ti*, FIG. **227**, où il est représenté sur une petite étendue par son assise interne, *b'*, qui revêt même à cet endroit la striation caractéristique du type *chénopodique*, suivant la FIG. **229**, reproduite, sous un plus fort grossissement, de la partie, *ti*, dans la coupe transversale de la graine, FIG. **227**.

Le tégument interne pour être si atténué qu'on le voudra bien ne fait donc cependant pas défaut. On lui reconnaît du reste les caractères habituels dans le tout jeune âge de l'ovule, *ti*, FIG. **225**; mais il ne tarde pas à perdre de son importance relative, au point que son existence pourrait sembler douteuse dans un ovule un peu plus âgé, comme celui de la FIG. **226**, s'il ne conservait localement ses caractères primitifs au voisinage du micropyle.

La graine ailée et aplatie de l'espèce *Morisonii* nous offre une structure spermodermique du même ordre que celle qui vient de nous occuper. Seulement tous les éléments en sont réduits : les cellules épidermiques, vues de face, FIG. **235**, sont plus petites; les membranes secondaires, *m''*, FIG. **234**, plus minces; les papilles, *p*, moins ouvragées et moins abondamment répandues à la surface de la graine, conformément à la coupe transversale de cet organe, FIG. **233**. Elle manque comme l'autre de formation cuticulaire ouvragée.

Le tégument interne n'y offre plus guère de traces reconnaissables à la maturité.

j) Genre Honkeneya.

Le structure spermodermique de l'*Honkeneya peploides*, FIG. **253**, s'écarte encore plus, par les caractères extérieurs, de celle des *Stellaria* que nous avons pris comme type des *alsinées*. Les cellules épidermiques en sont grandes, prismatiques, FIG. **254**, fortement épaissies du côté externe, FIG. **253**, et recouvertes d'une formation cuticulaire, *c*, très large. Celle-ci est cependant sans structure apparente. Seule sa couche superficielle craquelée occasionne sur la face externe un réticulum à mailles très inégales, figuré sous un de ses multiples aspects dans la FIG. **254**.

Le tégument interne, *ti*, non seulement est bien conservé par ses deux assises *a'*, *b'*, mais celles-ci prennent même dans leurs membranes un épaississement très marqué. Nous ne nous arrêterons pas aux autres particularités que l'examen comparatif des figures ne manquera pas de faire découvrir.

Ces observations suffiront, croyons-nous, pour signaler la direction et déterminer le champ assez restreint des variations du spermoderme dans les *alsinées*. A part quelques rares cas exceptionnels, les caractères *caryophylliques* seuls s'y rencontrent.

Nous ne voulons ajouter que cette remarque importante. C'est que, dans les limites de nos observations nous n'y avons pas rencontré une seule espèce reproduisant le type *caryophyllique* dans toute son intégrité. Quelque rapprochées que la plupart de ces plantes s'en soient montrées, elles manquent toutes néanmoins dans leurs cellules épidermiques des cordons cellulosiques auxquels nous avons dû accorder la valeur d'une note fondamentale du type. Il résulte de cette privation constante un caractère négatif commun à toutes les *alsinées* : le seul qui se soit révélé comme susceptible d'une pareille généralisation. Nous verrons bientôt que nous pouvons en faire état pour établir un trait distinctif entre cette tribu et la suivante.

3° *Silénées.*

Chez les *silénées*, en effet, les cordons de cellulose s'observent toujours à la limite interne des membranes épidermiques, si non dans toute l'étendue du spermoderme, au moins dans quelques cellules privilégiées, que leur situation spéciale, à proximité du micropyle ou de la chalaze, met dans le cas de subir une différentiation tout à la fois plus profonde et plus variée.

L'examen rapide des principaux genres va nous le prouver immédiatement.

a) Genre Silene.

Rien n'est plus propre à nous donner de suite une idée générale de l'allure spermodermique des *silénées* que le *Silene inflata*, fig. **275**, Pl. VII, non pas en raison d'une plus grande complexité de structure; mais, au contraire, à cause du manque de surcharge et de la netteté des traits essentiels du type *caryophyllique*, qui règne ici dans toute sa pureté.

Le spermoderme, fig. **274**, y comporte les deux téguments ordinaires, *te*, *ti*, de l'ovule, formés chacun de deux assises cellulaires. La secondine, privée de toute différentiation, se conserve néanmoins, soit par ses deux assises, soit par l'intérieure, *b'*, seulement, après la résorption tout au moins apparente de l'externe, *a'*, qui s'écrase de plus en plus contre la cuticule, *c'*, séparatrice des deux téguments. La primine, *te*, se différentie seulement dans l'assise épidermique, dont les éléments présentent une voussure plus

ou moins accusée, des contours sinueux, un revêtement cuticulaire structuré, *cm''*, une membrane secondaire, *m''*, fort épaissie sur la face externe seulement et prolongée à l'intérieur sous la forme de cordons, *pc*, de même nature qu'elle.

Ceux-ci par leur petit nombre, leur épaisseur, leur isolement mutuel, réalisent les conditions les plus favorables à l'observation. Ils sont très propres à donner de cette formation une connaissance élémentaire, bien faite pour guider l'analyse des cas plus obscurs, mais non moins intéressants, que certaines *portulacées* nous ont déjà présentés et que nous allons retrouver, avec des variantes nombreuses, dans les genres qu'il nous reste à explorer.

Nous pourrions difficilement ajouter quelque chose aux remarques que l'examen de la FIG. **274** suggérera sans peine, lorsque nous aurons fait observer que ces cordons, pour n'être visibles finalement qu'à la limite interne de la membrane, *m''*, ne lui sont cependant que partiellement postérieurs en âge. Ébauchés déjà dès le début des phénomènes d'épaississement de la membrane, ils n'ont fait plus tard que maintenir et accentuer leur avance sur la membrane proprement dite, au fur et à mesure que celle-ci se les incorporait en quelque sorte par leur base.

Cette concomitance dans le développement de ces deux parties se perpétuant jusqu'à l'issue du phénomène, l'analyse ne découvre dans la membrane qu'une seule zone uniformément structurée, révélatrice d'un processus unique de formation.

Dans l'espèce *noctiflora* au contraire, FIG. **276**, l'examen le plus superficiel, après décoloration par l'eau de javelle, fait reconnaître dans la membrane, *m''*, deux zones assez nettement distinctes, que leur texture différente fait naturellement rapporter à deux processus distincts de formation, dont le second s'est brusquement substitué au premier dans le cours du développement spermodermique.

La zone externe, plus dense, traduit une striation concentrique, corrélative d'une structure lamellaire, témoin elle-même d'un accroissement centripète régulier, peu compatible conséquemment avec la présence simultanée de prolongements cellulosiques à l'intérieur de la cellule.

L'apparition ultérieure de ceux-ci, en inaugurant un régime nouveau, délimite nettement la zone préalablement acquise. Les cordons une fois esquissés s'épaississent et se soudent latéralement par leurs bases, pendant qu'ils s'accroissent en longueur pour converger de toutes parts, en ondulant, vers le centre de la cellule, où ils s'atténuent et se ramifient en s'enchevêtrant.

Leurs anastomoses véritables y sont rares ou même nulles; leurs extrémités filamenteuses et irrégulièrement contournées flottent librement dans la cavité cellulaire jusqu'à ce que la substance homogène brune, qui se substitue progressivement au protoplasme féculent, ait fait corps avec elles en se figeant dans tous les interstices où elle s'est introduite. L'étude expresse du côté génétique de cette formation nous permettra de nous livrer plus tard à d'autres aperçus d'ordre plus intime, qui ne pourraient actuellement qu'entraver la marche de cet exposé purement descriptif.

Nous garderons la même réserve au sujet de la formation cuticulaire *cm''*, qui réalise sur la coupe radiale du spermoderme cette frange d'une beauté remarquable, dont la FIG. **276** reproduit l'aspect à ce faible grossissement. Il suffira de constater, par comparaison, sa grande largeur relative pour apprécier sa valeur comme objet d'étude de ce curieux détail cytologique.

b) GENRE VISCARIA.

A part la forme spéciale des cellules épidermiques, on trouvera peu de différence entre le spermoderme dont nous venons de parler et celui de *Viscaria oculata*, FIG. **273**. Peut-être y a-t-il lieu de faire remarquer cependant que la substitution des deux processus consécutifs d'épaississement de la membrane se fait ici progressivement, sans secousse; ce qui ménage une transition entre les deux zones de texture différente, si bien délimitées dans l'espèce précédente. Leur fusion insensible respecte mieux, dans le cas présent, la continuité de la membrane sur toute son épaisseur.

Sous le sommet papillaire des cellules il se ménage presque toujours une petite fistule très étroite, dont le trajet sinueux ouvert vers l'intérieur n'est fermé vers l'extérieur que par un très faible épaississement de la membrane. Ce n'est là évidemment qu'un cas particulier du moindre développement en épaisseur de la membrane, que l'on constate habituellement en cet endroit dans les objets similaires, comme nous le verrons encore dans la suite; néanmoins ce détail, si minime soit-il, exerce une influence considérable sur la physionomie particulière du spermoderme de cette plante, et c'est à ce titre que nous le signalons.

c) GENRE MELANDRYUM.

Les caractères généraux mis en lumière plus haut dans le genre *Silene*, se retrouvent les mêmes, à prendre les choses globalement, dans le genre *Melandryum*. Nos deux espèces indigènes nous ont cependant montré des

différences spécifiques intéressantes à noter ; de plus l'une et l'autre traduisent leurs traits communs avec une grande netteté et sous des dimensions exceptionnelles, qui leur mériteraient le rang d'objets classiques pour l'étude des caractères *caryophylliques* du spermoderme.

L'espèce *diurnum*, FIG. **281**, a ses cellules épidermiques fortement relevées en cône à pointe émoussée et arrondie. Les parois latérales, par lesquelles s'établit le contact entre les cellules voisines, ont un développement radial considérable et ne prennent aucune trace d'épaississement. C'est à la substance homogène plus ou moins solide, qui gorge la cavité cellulaire, qu'elles doivent de rester distendues en résistant à la poussée centrifuge du périsperme.

Seule la partie libre, conique, des cellules devient le siége des formations secondaires, qui l'emplissent complétement d'un feutre cellulosique rattaché directement vers l'extérieur à une membrane pleine et lamellaire dont l'épaisseur est toujours appréciable.

On remarquera dans la FIG. **281** que cette membrane n'est assez bien limitée que vers le haut des papilles, où les cordons cellulosiques qui s'y rattachent sont plus ténus et plus rares. Plus bas, ceux-ci, plus gros, plus tortueux, se fondent plus intimement avec la membrane, et lui enlèvent toute limite interne précise.

La frange cuticulaire offre ici à peu près le même aspect que dans les plus beaux exemples précédents. Comme là, elle perd progressivement de sa largeur jusqu'au sommet des cellules, où elle fait même souvent défaut. Les fibrilles en forme de cils, qui la constituent, paraissent généralement libres à ce faible grossissement ou soudées les unes aux autres, par leur partie terminale amincie, en petits faisceaux coniques. Prises isolément elles se montrent franchement moniliformes ; circonstance dont nous aurons plus tard à apprécier l'importance au point de vue de la recherche de leur genèse.

La FIG. **282**, empruntée à l'espèce *album*, apporte à son tour un nouvel élément de solution de ce problème. Ici les parties constitutives de la formation cuticulaire, *cm''*, font corps : des stries tangentielles très délicates rattachant entre elles les fibrilles radiales plus accusées, et formées comme de séries d'éléments très petits, qui semblent n'être autre chose que les parties nodales renflées de l'entrecroisement des deux systèmes de stries.

Quant aux cellules épidermiques, elles présentent un énorme développement aussi bien radial que tangentiel. Leur partie extérieure relevée en dôme est plus obtuse que dans l'espèce précédente. Les formations

secondaires ne se cantonnent plus exclusivement dans la région papillaire, mais entreprennent les parois radiales et finissent par envahir la moitié, tout au moins, de la zone sous-papillaire.

Ces formations présentent en outre cette particularité importante, qu'elles consistent uniquement en cordons cellulosiques enchevêtrés. Cela est dû à ce que leur apparition remonte au début même de la différentiation cytologique de l'épiderme et prévient ainsi toute autre manifestation des phénomènes d'épaississement de la membrane. Il va sans dire conséquemment que cette production n'a rien de commun avec la structure essentiellement lamellaire des membranes végétales ordinaires, et ne peut recevoir la même dénomination que par analogie, eu égard à son rôle physiologique, à sa valeur fonctionnelle.

Avant de passer outre, appelons de nouveau l'attention sur la faiblesse relative du tégument interne, qui atteint des degrés divers dans les genres que nous venons de parcourir, et peut rendre problématique, à première vue, l'existence des deux assises cellulaires qui le constituent. On comprendra ainsi que sa recherche, outre qu'elle exige un examen attentif des objets spécialement préparés dans ce but, doit être suggérée par l'analogie et dirigée par l'étude des étapes évolutives de l'organe.

d) Genre Saponaria.

Avec le genre *Saponaria*, le processus habituel de formation des membranes reprend en partie ses droits. L'espèce *vaccaria* en fournit une première preuve, fig. **277**. Pendant une première phase, on n'y voit se produire qu'un accroissement régulièrement centripète de la membrane, par apposition de couches parallèles. La graine est déjà presque entièrement développée qu'on ne voit encore, contre la paroi externe des cellules épidermiques, qu'une membrane de texture ordinaire, mais déjà suffisamment épaisse pour paraître définitive. Cependant lorsqu'on porte ses recherches sur des objets tout-à-fait mûrs, on constate de suite que cette membrane primitive s'est renforcée à l'intérieur d'une formation cellulosique d'une texture profondément différente, qui menace d'envahir presque toute la cavité cellulaire, et qui réduit d'autant l'espace occupé par la substance brune habituelle.

C'est encore une fois un feutre cellulosique qui ne se distingue des précédents que par une ténuité beaucoup plus grande des cordons, un rapprochement plus étroit, des anastomoses plus fréquentes. Il en résulte une structure plus serrée, plus obscure, qui ne s'analyse bien qu'après que l'eau

de javelle l'a fouillée pour en extraire la substance homogène soluble qui s'y trouve enrobée comme dans une trame spongieuse. Entre cette formation interne et la zone lamellaire externe, la transition s'établit par degrés insensibles, qui effacent toute limite précise entre les produits des deux étapes successives.

Le contraire a lieu dans l'espèce *ocymoides*, FIG. **280**. Entre la structure lamellaire énergiquement accusée dans la zone externe et l'aspect réticulé de la production interne, la distinction saute aux yeux, traduisant du même coup le changement brusque de régime survenu dans les cellules à certaine période de leur évolution.

La formation cuticulaire, *cm''*, qui était très mince et bien délimitée dans l'espèce *vaccaria*, FIG. **277**, présente ici, FIG. **280**, une plus grande largeur et une limite externe plus indécise; sans parler de certaine régularité de structure moniliforme qui rend intéressante sa comparaison avec les autres productions analogues.

Passons outre à tous les caractères spécifiques que les figures traduisent mieux que nous ne pourrions les décrire, pour signaler l'importance relative que le tégument interne, *ti*, conserve dans le spermoderme mûr de ces graines.

Des deux assises, *a'*, *b'*, qui sont maintenues du reste l'une et l'autre, l'interne, *b'*, prend même sur ses membranes, dans l'espèce *vaccaria*, la striation qui la caractérise dans le type *chénopodique*. Traduite sur les faces latérales dans la coupe radiale, FIG. **277**, on la reconnait également sur les faces tangentielles des cellules, FIG. **278** et **279**, très inégalement développées aux divers endroits de la surface de la graine. Dans l'espèce *ocymoides*, *ti*, FIG. **280**, c'est au contraire l'assise externe, *a'*, qui accuse une différentiation plus grande, eu égard à l'épaisseur de ses membranes. La striation y fait défaut.

Ces deux espèces réalisent les plus grandes divergences spermodermiques que l'observation nous ait fait rencontrer dans le genre *Saponaria*. On se fera donc facilement une idée des caractères moyens d'autres espèces telles que *officinalis*, *orientalis* et autres, sans que nous devions nous y arrêter.

e) Genre Lychnis.

Entre les diverses espèces du genre *Lychnis* : *coronaria*, *viscaria*, *flos-cuculi*, etc., nous n'avons trouvé que des différences extérieures de forme dans les cellules épidermiques.

Soulevées suivant une courbe assez régulièrement circulaire dans l'espèce *coronaria*, par exemple, elles se montrent plus relevées en papilles étroitement coniques dans l'espèce *flos-cuculi*, FIG. **268**. A part cela, les détails cytologiques y sont sensiblement les mêmes.

Les formations secondaires, localisées sur la face externe seulement des cellules, présentent à l'intérieur d'une zone lamellaire assez épaisse des prolongements cellulosiques dont l'orientation, le rapprochement, l'épaisseur, la configuration générale varient considérablement aussi bien dans les diverses cellules d'une même graine que dans les graines des espèces différentes.

La formation cuticulaire, cm'', sans être très développée en épaisseur, affecte cependant les caractères fréquemment reproduits dans de nombreux représentants de cette tribu.

f) GENRE AGROSTEMMA.

Les cellules épidermiques du spermoderme de l'*Agrostemma githago* se font remarquer tout d'abord par leurs dimensions extraordinaires. Leur forme varie naturellement beaucoup d'après leur situation à la surface de la graine. La FIG. **265** reproduit un de leurs nombreux aspects, en coupe radiale. La membrane secondaire extrêmement développée partout, sauf sur la face interne où elle est nulle, ne présente dans toute son épaisseur que la structure lamellaire habituelle; nous n'y avons rencontré nulle part les prolongements cellulosiques signalés dans les genres précédents. Les cavités cellulaires, assez restreintes finalement, sont gorgées de la substance brune ordinaire, dépourvue de toute structure perceptible. A l'extérieur règne une formation cuticulaire, cm'', suffisamment ouvragée pour constituer un excellent objet d'étude de cette intéressante production.

Vues de face, les cellules épidermiques accusent des contours extrêmement sinueux. Sous ce rapport elles peuvent servir de type pour toute la tribu des *silénées*, dont tous les représentants, quels qu'ils soient, manifestent cette particularité à des degrés divers. La FIG. **266** en montre un exemple. Les sinuosités des contours d'une cellule, du côté externe, y sont figurées d'un double trait, A, et projetées sur les circonvolutions beaucoup plus profondes, comme c'est toujours le cas, des mêmes contours au niveau de la face interne de la même cellule. Ces dernières sont marquées d'un trait noir, B. La ligne pointillée, C, limite la cavité cellulaire.

La couche *b* du tégument externe, FIG. 265, comporte assez souvent deux assises cellulaires.

Le tégument interne, *ti*, exempt de toute différentiation, s'y trouve finalement écrasé, au point de devenir difficilement reconnaissable.

g) Genre Gypsophila.

Le spermoderme des diverses espèces de *Gypsophila* n'est pas du tout dépourvu d'intérêt; seulement, comme nous en connaissons déjà les caractères généraux, il suffira d'en donner une coupe radiale dans l'espèce *repens*, FIG. 267, pour appeler l'attention sur la physionomie qu'il y revêt.

Notons la forme variée des cellules épidermiques, la structure lamellaire des formations secondaires, l'absence générale de prolongements cellulosiques de la membrane, si ce n'est dans les cellules les plus fortement relevées en papilles, comme celle de gauche dans la figure, où ces prolongements, peu développés du reste, n'apparaissent que tardivement et n'occupent qu'un territoire restreint. Nous pourrions ajouter que la substance brune, qui occupe finalement la cavité cellulaire, s'y présente souvent sous la forme un peu spéciale de grumeaux arrondis.

Le tégument interne, *ti*, conserve dans le spermoderme une place assez importante, grâce à l'épaississement modéré des membranes de son assise *a'*. C'est là un caractère qui rapproche le spermoderme de ces plantes de celui des *Saponaria*, FIG. 280 et 277.

h) Genres Dianthus et Tunica.

Le spermoderme assez semblable de ces deux genres doit son cachet spécial à la forme surbaissée de la voussure externe des cellules épidermiques. Celles-ci prennent du côté externe seulement un épaississement uniforme, conformément à la FIG. 285, empruntée au *Dianthus giganteus*. La formation cuticulaire, *cm''*, y est peu développée. Les prolongements cellulosiques internes n'apparaissent qu'exceptionnellement dans quelques cellules seulement.

Des deux téguments de l'ovule, FIG. 283, l'interne, *ti*, n'est l'objet d'aucune différentiation et s'atténue conséquemment de plus en plus, sans devenir pourtant indistinct.

L'aplatissement de la graine dans le sens antéro-postérieur expliquera suffisamment la distribution de ses parties constitutives dans la coupe transversale, FIG. 284. Les diverses désignations y conservent la même signification que précédemment; passons.

i) Genre Cucubalus.

De toutes les *silénées* que nous avons soumises à l'observation, le *Cucubalus baccifer*, fig. **271**, est, sans contredit, celle qui s'écarte le plus, au point de vue spermodermique, du *Silene noctiflora*, que nous avons cru pouvoir considérer comme le plus fidèle interprète du type *caryophyllique*.

La nature particulière de son fruit explique peut-être suffisamment la singularité de son spermoderme.

Deux caractères essentiels du type lui font défaut : car, outre que la face extérieure des cellules épidermiques en est plane, elle manque de frange cuticulaire. Une cuticule, *c*, assez épaisse mais sans structure la remplace.

A première vue on croirait également à l'absence de prolongements cellulosiques dans la charpente de la membrane secondaire, *m''*, qui, avant toute manipulation, semble homogène, ou n'accuse, après l'action de l'eau de javelle et de la potasse, qu'une vague texture lamellaire reproduite dans la fig. **271**.

Ce serait une erreur; car, si l'on en suit le développement, on ne lui trouve à aucune période de son évolution une limite interne régulière, comme l'exigerait l'accroissement en épaisseur par apposition de lamelles successives. En réalité il se forme ici aussi des cordons cellulosiques internes; mais, comme ils sont toujours très courts, assez ténus et orientés presque parallèlement à la surface de la membrane pleine préalablement formée, ils ne s'en distinguent que très difficilement sur des coupes radiales.

Ils s'y incorporent du reste progressivement par apport de nouvelle matière cellulosique qui les cimente, en quelque sorte, en comblant les faibles interstices laissés entre eux. C'est, avec quelques variantes, ce que nous avons vu se produire d'une façon plus évidente dans le *Silene inflata*, fig. **274**.

Dans l'espèce qui nous occupe, les prolongements cellulosiques ne se voient qu'en coupe optique tangentielle, fig. **272**, *pc*, de la face interne de la membrane, dont la trame, à cause de son origine spéciale, paraît toujours vaguement spongieuse, même dans la zone externe, la plus anciennement établie.

C'est la même texture spongieuse qui donne à la section radiale de ces membranes l'aspect de la fig. **271**, bien différent de celui des membranes végétales ordinaires.

Il y a donc là aussi une formation analogue à celle dont la plupart des genres de la même tribu nous ont fourni des exemples; mais on com-

prend que l'analyse en serait difficile si l'on manquait de la connaissance des objets similaires d'une structure plus explicite.

A part ces différences profondes dans l'assise épidermique, le reste du spermoderme ne présente plus rien d'anormal, si ce n'est, peut-être, la transformation de l'assise, *b*, interne du tégument externe en un tissu méatique inégalement développé aux diverses régions de la surface de la graine, comme on peut le voir dans la coupe transversale de cet organe, FIG. **269**.

L'examen de cette coupe donnera en même temps une idée juste du repli, *r*, formé dans la couche épidermique autour du funicule, *fn*; particularité partagée par plusieurs autres genres de la même tribu.

On reconnaîtra aisément la formation de ce repli, *r*, dans l'ovule, FIG. **270**, dont il est facile de constater, pour le reste, la parfaite concordance de structure générale avec tous ceux des *cyclospermées*.

Le tégument interne, *ti*, se conserve dans la graine, tout au moins par son assise interne, *b'*, et celle-ci est occupée à la maturité par une substance homogène, la même qui occupe les cavités cellulaires de l'assise épidermique.

Il ne nous paraît pas douteux que ce soit cette assise, plus ou moins écrasée, que GODFRIN(1) a prise pour une membrane interne très épaissie du spermoderme. Ce botaniste ne nous semble du reste pas s'être douté de la présence constante, sous une forme plus ou moins atténuée, du tégument ovulaire interne dans le spermoderme des *caryophyllées*.

Nous n'approuvons pas davantage le choix qu'il a fait du *Cucubalus baccifer*, pour donner une idée de la structure spermodermique dans la tribu des *silénées*. Ce choix ne pouvait être plus mal inspiré. Nous devrions en dire autant des caractères différentiels qu'il cherche à établir entre les *alsinées* et les *silénées*. La revue assez complète que nous venons de faire de ces deux tribus le prouve suffisamment, et démontre une fois de plus que les recherches histologiques risquent fort de faire fausse route, si elles ne sont éclairées par l'histogénie.

Nous croyons avoir suffisamment légitimé nos préliminaires; nous renvoyons aux conclusions que nous y avons formulées par anticipation.

(1) Loc. cit., page 60 et suivantes.

EXPLICATION DES FIGURES

Nous rappelons que, sauf indication contraire, nous avons reproduit les objets sous les grossissements suivants : obj. D, oc. 1, Zeiss, pour les ovules; — obj. A, oc. 2, Zeiss, pour les coupes de graines; — obj. D, oc. 2, Zeiss, pour les portions plus grossies du spermoderme.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Schéma général de la structure histologique du spermoderme des *cyclospermées*. *te*, tégument externe formé de deux assises d'éléments alternes, *a*, *b*; *ti*, tégument interne formé aussi de deux assises d'éléments alternes, *a'*, *b'*; *c*, cuticule externe; *c'* cuticule séparatrice des deux téguments; *c''*, cuticule propre du nucelle.

FIG. **2**. Schéma du type spermodermique structuré dit *chénopodique*. Mêmes désignations que dans la FIG. **1**; *st*, travées en forme de stalactites dans l'épaisseur de la membrane secondaire différentiée des cellules épidermiques.

FIG. **3**. Schéma du type spermodermique structuré dit *caryophyllique*. Mêmes désignations que plus haut. *c*, formation cuticulaire externe; *pc*, prolongements cellulosiques de la membrane secondaire de l'assise épidermique, à l'intérieur des cellules.

FIG. **4**. Tracé schématique de l'extension respective des deux types spermodermiques structurés, *CH*, *chénopodique*, et *CA*, *caryophyllique*, sur les principales familles du groupe des *cyclospermées* représenté par la ligne des abscisses, *CY*. *ch*, *chénopodiacées; ph*, *phytolaccacées; aiz*, *aizoacées; ill*, *illécébrées; por*, *portulacées; car*, *caryophyllées*.

FIG. **5**. *Chenopodium polyspermum*. Coupe longitudinale d'un bouton floral très jeune : *pi*, périanthe; *et*, étamines; *fc*, feuilles carpellaires; *ovu*, ovule. Grossissement : obj. D, oc. 3.

FIG. **6**. Idem. Coupe longitudinale de l'ovaire mono-ovulé au moment de la soudure des feuilles carpellaires, *fc*, et de l'apparition des deux téguments ovulaires : *te*, primine; *ti*, secondine; *nu*, nucelle; *fn*, funicule. Gross. : obj. D, oc. 3.

FIG. **7**. Idem. Mêmes organes plus développés; mêmes désignations.

FIG. **8**. Idem. Étape plus avancée du développement de l'ovule, en coupe longitudinale optique. Gross. : obj. D, oc. 2.

FIG. **9**. Idem. Coupe transversale d'un ovule du même âge, au niveau de la flèche dans la figure précédente.

FIG. **10**. *Chenopodium polyspermum*. Ovule plus avancé en âge : *se*, sac embryonnaire.

FIG. **11**. *Chenopodium murale*. Coupe longitudinale d'une jeune graine. Gross. : D, oc. 1.

FIG. **12—13**. Idem. Deux étapes successives du développement des deux téguments ovulaires. Coupe radiale. Gross. : obj. D, oc. 2.

FIG. **14**. Idem. Étape ultérieure; *m''*, première ébauche de la membrane secondaire contre la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **15—16**. Idem. Même formation vue d'en dessous, de face et obliquement.

FIG. **17**. *Chenopodium fœtidum*. Étape jeune du développement du spermoderme, avec le contenu cellulaire des deux assises du tégument externe; *f*, fécule.

FIG. **18**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme mûr; *st*, travées stalactiformes dans la membrane secondaire différentiée des cellules épidermiques.

FIG. **19**. *Chenopodium murale*. Coupe transversale de la graine mûre : *spd*, spermoderme; *aln*, albumen nucellaire féculent; *alse*, albumen huileux du sac embryonnaire; *eb*, portion radiculaire de l'embryon; *ceb*, cotylédons du même.

FIG. **20**. Idem. Coupe radiale dans le spermoderme d'une graine incomplétement mûre.

FIG. **21**. Idem. Aspect définitif du spermoderme, en coupe radiale.

FIG. **22**. Idem. Divers aspects de la différentiation stalactiforme sur la face externe des cellules épidermiques, avant et pendant l'action de l'eau de javelle.

FIG. **23**. Idem. Coupe radiale du spermoderme, après décoloration partielle par l'eau de javelle.

FIG. **24**. *Chenopodium album*. Coupe radiale. Étape jeune du développement spermodermique.

FIG. **25**. Idem. Coupe transversale d'une portion trés réduite de la graine mûre surmontée du péricarpe herbacé *pic* : *spd*, spermoderme; *aln*, quelques cellules de l'albumen nucellaire pleines de fécule, *f*; *n*, noyau; *pr*, protoplasme; *x*, axe cristallin des grains de fécule composés.

FIG. **26**. Idem. Divers aspects de la différentiation stalactiforme sur la face externe des cellules épidermiques du spermoderme.

FIG. **27**. Idem. Action modérée de l'eau de javelle sur la coupe radiale du spermoderme.

FIG. **28**. *Chenopodium hybridum*. Coupe transversale de la graine mûre, orientée suivant la flèche I dans la FIG. **11**. Mêmes désignations que dans la FIG. **19**.

FIG. **29**, **32** et **33**. Idem. Trois étapes successives du développement du spermoderme et de la différentiation stalactiforme dans la membrane secondaire, *m''*, de l'assise épidermique. La FIG. **32** présente en outre une portion du péricarpe, *pic*, en coupe.

FIG. **30**. Idem. Membranes de MOHL, *mp*, de deux cellules de l'âge de celles de la FIG. **29**, isolées par dissolution des membranes secondaires; *m'*, membranes primaires conservées.

FIG. **31**. *Chenopodium hybridum*. Coupe transversale d'une graine jeune orientée suivant la direction de la flèche II dans la FIG. **11**. *O,O*, poches gorgées d'une substance homogène et produites par déchirure des membranes radiales des cellules épidermiques du spermoderme, *spd*. Mêmes désignations que plus haut.

FIG. **34** et **35**. Idem. Deux vues de face de l'assise *b'* du tégument interne, *ti*.

FIG. **36** Idem. Divers aspects de la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **37**. *Chenopodium polyspermum*. Section radiale d'une partie du spermoderme traitée par l'eau de javelle, après avoir subi la dessiccation définitive.

FIG. **38**. Idem. Aspect réticulé de la différentiation stalactiforme sur la face externe d'une cellule.

FIG. **39** et **40**. *Chenopodium album*. Résidus vus de face et latéralement des membranes différentiées, *m''*, après l'action temporaire de l'acide chromique : *st*, stalactites; *m'*, membrane primaire.

FIG. **41**. Divers schémas de l'aspect de la différentiation stalactiforme sur la coupe tangentielle des cellules épidermiques.

PLANCHE II.

FIG. **42**. *Blitum Bonus-Henricus*. Grossissement : obj. A, oc. 4. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **43**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme, *spd*, surmonté du péricarpe herbacé, *pic*; *aln*, albumen nucellaire; *oc*, oxalate calcique.

FIG. **44**. *Blitum rubrum*, Portion d'une coupe radiale du spermoderme; *st*, portions différentiées en stalactites de la membrane.

FIG. **45**. Idem. Deux aspects de la face externe des cellules épidermiques, avant et après l'action de l'eau de javelle.

FIG. **46**. *Atriplex hastata*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **47**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre.

FIG. **48** Idem. Spermoderme jeune, au moment de l'apparition des papilles cellulosiques primitives, *m''*, contre la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **48**BIS. Idem. Même détail présenté de face.

FIG. **49**. Idem. Étape plus avancée du spermoderme, *spd*, recouvert du péricarpe, *pic*.

FIG. **50**. Idem. Spermoderme mûr : *-e*, *e'*, *e''*, *e'''*, *e''''*, zones diversement teintées, de la membrane secondaire, *m''*, des cellules épidermiques, *a*.

FIG. **51**. Idem. Aspect du spermoderme à l'endroit marqué *x* dans la FIG **47**.

FIG. **52**, **53**, **54**. Idem. Divers aspects de la différentiation stalactiforme sur la face externe des cellules épidermiques; *st*, parties différentiées.

FIG. **55**. Idem. Vue de face de l'assise, *b'*, du tégument interne,

FIG. **56**. Idem. Spermoderme, après un commencement d'action de l'eau de javelle.

FIG. **57**. Idem. Mêmes détails traduits sur la face externe d'une cellule.

FIG. **58**. *Atriplex rosea*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme.

FIG. **59**. Idem. Cellule épidermique vue de face.

FIG. **60**. *Atriplex hortensis*. Une variante du spermoderme, *spd*; *aln*, albumen nucellaire.

FIG. **61**. Idem. Autre variante du spermoderme, *spd*, surmonté du péricarpe, *pic*.

FIG. **62**. *Atriplex arenaria*. Coupe radiale du spermoderme avec la substance homogène, *sh*, conservée dans la cavité des cellules épidermiques.

FIG. **63**. *Botrydium aromaticum*. *A*, coupe radiale du spermoderme; *B*, vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **64**. *Suæda maritima*. Gross. : obj. A, oc. 3. Coupe longitudinale de l'ovule en voie de développement.

FIG. **65**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme, dans une grande variété.

FIG. **66**. Idem. Divers aspects de la différentiation stalactiforme sur la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **67**. Idem. Coupe radiale du spermoderme, dans une petite variété.

FIG. **68**. *Monolepis chenopodioïdes*. Portion d'une coupe transversale du spermoderme.

FIG. **69**. *Axyris amarantoïdes*. Coupe longitudinale de l'ovule dans l'ovaire jeune. *fc*, feuilles carpellaires; *ova*, paroi ovarique; *cov*, cavité ovarique.

FIG. **70** et **71**. Idem. Coupes radiales du spermoderme, *spd*, surmonté du péricarpe, *pic*, dans deux directions perpendiculaires l'une à l'autre; *oc*, oxalate calcique.

FIG. **72**. *Corispermum hyssopifolium*. Gross. : obj. A, oc. 4. Coupe longitudinale de l'ovule au sein de l'ovaire jeune, *ova*, formé de deux feuilles carpellaires, *fc*.

FIG. **73**. Idem. Coupe du spermoderme, *spd*, entre l'albumen nucellaire, *aln*, et le péricarpe, *pic*.

FIG. **74**. Idem. Spermoderme jeune en coupe radiale.

FIG. **75**. *Corispermum microspermum*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **76**. *Spinacia oleracea*. Gross. : obj. A, oc. 4. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **77**. Idem. Section radiale du spermoderme encore jeune, *spd*, surmonté du péricarpe, *pic*, et du périgone, *pia*; ces deux derniers formant autour de la graine une coque ou capsule indéhiscente, pic^2.

FIG. **78**. Idem. Section radiale du spermoderme mûr.

FIG. **79**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise, b', interne de la secondine.

FIG. **80**. *Beta vulgaris*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **81**. *Beta trigyna*. Section radiale du spermoderme.

FIG. **82**. Idem. Aspect de la différentiation stalactiforme sur la face externe d'une cellule épidermique.

FIG. **83**. *Salsola kali*. Portion d'une section radiale du spermoderme.

FIG. **84**. *Kochia villosa*. Spermoderme en coupe radiale.

FIG. **85**. *Salicornia herbacea*. Section transversale d'une graine mûre : *eb* et *ceb*, embryon condupliqué; *aln*, albumen nucellaire; *spd*, spermoderme très mince; *pl*, poils.

FIG. **86**. Idem. Vue de face d'une portion du spermoderme : *pl*, poils; *a*, cellules épidermiques.

FIG. **87**. *Basella rubra*. Coupe radiale du spermoderme, *spd*.

FIG. **88**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise b'.

FIG. **89**. Idem. Vue de la face interne d'une cellule de la même assise, au niveau *x*, dans la FIG. **87**.

PLANCHE III.

FIG. **90**. *Salsola soda*. Coupe longitudinale de l'ovule : *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *nu*, nucelle; *se*, sac embryonnaire; *ch*, chalaze; *fn*, funicule.

FIG. **91**. *Beta trigyna*. Coupe longitudinale de l'ovule. Mêmes désignations.

FIG. **92**. *Hablitzia tammoïdes*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **93**. *Teloxys aristata*. Coupe du spermoderme.

FIG. **94**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **95**. *Amarantus caudatus*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **96**. *Scleropus amarantioïdes*. Coupe transversale de la graine à peu près mûre : *eb*, embryon; *aln*, albumen nucellaire; *alse*, albumen du sac embryonnaire.

FIG. **97**. Idem. Coupe radiale du spermoderme jeune, surmonté du péricarpe herbacé, *pic*.

FIG. **98**. Idem. Coupe radiale du spermoderme définitif; *st*, différentiation stalactiforme de la membrane épidermique.

FIG. **99**. Idem. Divers aspects des cellules épidermiques, en coupe tangentielle; *st*, parties différentiées en stalactites.

FIG. **100**. *Amarantus caudatus*. Coupe radiale du spermoderme mûr.

FIG. **101** et **102**. Idem. Divers aspects de la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **103**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise *b'* du tégument interne.

FIG. **104**. *Amarantus viridis*. Portion du spermoderme en coupe radiale.

FIG. **105**. Idem. Divers aspects de la face externe des cellules épidermiques.

FIG. **106**. *Alternanthera*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **107**. *Frœlichia gracilis*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **108**. Idem. Cellules épidermiques vues de face.

FIG. **109**. *Gomfrena decumbens*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **110**. Idem. Cellule épidermique vue de face.

FIG. **111**. *Polycnemum arvense*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **112**. Idem. Cellule épidermique vue d'au-dessus.

FIG. **113**. Idem. Calotte hémisphérique d'une cellule épidermique vue d'en dessous.

FIG. **114**. *Celosia cristata*. Coupe longitudinale d'un ovule.

FIG. **115**. Idem. Partie d'une coupe radiale du spermoderme.

FIG. **116**. Idem. Divers aspect de la face externe des cellules épidermiques avant et après l'action de l'eau de javelle.

FIG. **117**. *Phytolacca decandra*. Section longitudinale d'un ovule en voie de développement, au sein de la feuille carpellaire *fc*. Désignations habituelles.

FIG. **118**. Idem. Coupe transversale d'une graine incomplétement mûre : *ceb*, cotylédons de l'embryon; *aln*, albumen nucellaire; *ch*, chalaze; *ti*, tégument interne; *te*, tégument externe; *x*, dépendance funiculaire correspondant à l'endroit marqué de la même lettre dans la FIG. **117**.

FIG. **119**. Idem. Portion plus grossie du spermoderme de la coupe précédente.

FIG. **120**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques avec l'aspect que la différentiation stalactiforme y revêt dans le jeune âge de l'organe.

FIG. **121** et **122**. Idem. Deux étapes jeunes de la formation de la membrane secondaire dans les cellules épidermiques.

FIG. **123**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme définitivement constitué, abstraction faite de tout contenu cellulaire.

FIG. **124**. *Mesembryanthemum cordifolium*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **125**. Idem. Coupe transversale de la graine. Mêmes désignations que dans la FIG. **118**; *alse*, albumen huileux du sac embryonnaire.

FIG. **126**. Idem. Coupe radiale du spermoderme encore jeune.

FIG. **127**. Idem. Coupe radiale du spermoderme définitivement constitué; *e*, *e'*. zones diversement structurées de la membrane extérieure.

FIG. **128**. Idem. Cellule épidermique vue de face.

FIG. **129**. *Telephium imperati*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **130**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre.

FIG. **131**. Idem. Partie d'une section radiale du spermoderme, *spd*.

FIG. **132**. Idem. Section tangentielle optique dans la zone superficielle de l'épiderme, au niveau des angles rentrants de la cuticule externe, *c*, dans la figure précédente.

FIG. **133**. *Tetragonia expansa*. Coupe radiale du spermoderme : *oc*, cristaux d'oxalate calcique; *te*, téguments externe; *ti*, tégument interne; *c*, *c'*, *c''*, cuticules.

FIG. **134**. Idem. Vue de face de l'assise *b'* du tégument interne.

PLANCHE IV.

FIG. **135**. *Tetragonia expansa*. Coupe longitudinale de l'ovule : *te*, *ti*, téguments externe et interne; *nu*, nucelle; *se*, sac embryonnaire; *fn*, funicule. Gross. : obj. A, oc. 3, un peu réduit.

FIG. **136**. *Herniaria glabra*. Coupe longitudinale de l'ovule. Mêmes désignations.

FIG. **137**. Idem. Partie d'une section radiale du spermoderme.

FIG. **138**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **139**. *Paronychia bonariensis*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **140**. Idem. Coupe transversale de la graine : *eb*, partie radiculaire de l'embryon; *ceb*, partie cotylédonaire du même; *aln*, albumen nucellaire ou périsperme.

FIG. **141**. Idem. Portion plus grossie d'une section radiale du spermoderme.

FIG. **142**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **143**. *Illecebrum verticillatum*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **144**. Idem. Section longitudinale de la graine : *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *aln*, albumen nucellaire; *alse*, albumen du sac embryonnaire; *eb*, *ceb*, embryon.

FIG. **145**. Idem. Coupe radiale du spermoderme plus grossie.

FIG. **146**. Vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **147**. *Corrigiola littoralis*. Section longitudinale de l'ovule.

FIG. **148**. Idem. Section radiale d'une portion du spermoderme. *spd*, surmonté du péricarpe, *pic*; *y*, éléments scléreux.

FIG. **149**. *Scleranthus annuus*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **150**. Idem. Section transversale de la graine. Mêmes désignations que dans la FIG. **140**; *spd*, spermoderme.

FIG. **151**. Idem. Portion d'une section radiale du spermoderme, *spd*, surmonté du péricarpe, *pic*, et du périanthe, *pia*; pic^2, section de la capsule indéhiscente formée par le péricarpe et le périgone; γ', γ'', éléments scléreux; *oc*, cristaux d'oxalate calcique.

FIG. **152**. Idem. Cellules épidermiques du spermoderme, vues de face.

FIG. **153**. *Montia fontana*. Coupe longitudinale de l'ovule; *o*, chambre à air entre les deux téguments.

FIG. **154**. Idem. Coupe transversale de la graine. Désignations habituelles.

FIG. **155**. Idem. Portion d'une section radiale du spermoderme mûr, abstraction faite de tout contenu cellulaire; *pc*, prolongements cellulosiques de la membrane secondaire, m'', sous forme de cordons enchevêtrés.

FIG. **156**. Idem. Cellule épidermique du spermoderme, vue d'au-dessus.

FIG. **157**. Idem. Première ébauche des formations secondaires contre la face externe des cellules, en section radiale, *A*; de face, *B*.

FIG. **158**. Idem. Étape jeune du développement spermodermique, en coupe radiale : *pr*, protoplasme; *f*, fécule; m'', membrane secondaire encore très mince; m', membrane primaire.

FIG. **159**. Idem. Étape plus avancée du développement du spermoderme; *pc*, cordons cellulosiques dépendants de la membrane secondaire, m''.

FIG. **160**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise b' du tégument interne.

FIG. **161**. *Claytonia perfoliata*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **162**. Idem. Section transversale de la graine passant par l'appendice funiculaire, *afn*, adhérent à l'organe; *ch*, chalaze; *aln*, albumen nucellaire; *eb*, embryon.

FIG. **163**. Idem. Spermoderme plus grossi; *st*, parties différentiées en stalactites dans la membrane secondaire m''.

FIG. **164**. Idem. Divers aspects de la face externe des cellules épidermiques provoqués par l'action progressive de l'eau de javelle.

FIG. **165**. Idem. Coupe radiale du spermoderme. Modification introduite dans l'aspect des cellules épidermiques par l'eau de javelle.

FIG. **166**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise b' du tégument interne.

FIG. **167**. *Calandrinia Andrewsii*. Section longitudinale optique de l'ovule.

FIG. **168**. Idem. Section transversale de la graine : *eb*, *ceb*, embryon; *aln*, périsperme; *alse*, endosperme huileux du sac embryonnaire.

FIG. **169**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme, plus grossie; *e*, *e'*, deux zones diversement structurées de la membrane secondaire m''.

FIG. **170**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique.

FIG. **171**. Idem. Vue de face de quelques cellules épidermiques partiellement décolorées par l'eau de javelle.

FIG. **172**. Idem. Vue de face des cellules striées de l'assise b' du tégument interne.

FIG. **173**. *Portulaca oleracea*. Section longitudinale de l'ovule : *o*, chambre à air très développée dans le jeune âge de l'organe, entre les deux téguments *te*, *ti*; *nu*, nucelle ; *fn*, funicule ; *se*, sac embryonnaire.

FIG. **174**. Idem. Coupe transversale de la graine : *eb*, partie radiculaire de l'embryon; *ceb*, partie cotylédonaire du même; *aln*, albumen nucellaire; *alse*, albumen du sac embryonnaire.

FIG. **175**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme mûr : *pc*, prolongements cellulosiques de la membrane secondaire, m'', des cellules épidermiques ; *c*, c', c'', les trois cuticules habituelles.

FIG. **176**. Idem. Étape plus jeune du même.

FIG. **177**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique, avec l'aspect des parties de la membrane différentiées en stalactites.

PLANCHE V.

FIG. **178**. *Portulaca grandiflora*. Étape jeune du développement spermodermique, coupe radiale : *f*, fécule ; *pr*, protoplasme ; cm'', ébauche de la formation cuticulaire structurée.

FIG. **179**. Idem. Étape plus avancée : *fh*, fécule et globules d'huile ; *c*, formation cuticulaire externe ; m'', ébauche de la membrane secondaire.

FIG. **180**. Idem. Coupe radiale dans le spermoderme à peu près mûr; mêmes désignations.

FIG. **181**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme définitif, abstraction faite de tout contenu cellulaire : *pc*, prolongements cellulosiques internes de la membrane secondaire, m'', assujettie à la différentiation stalactiforme, *st*, et recouverte de la cuticule structurée, *c*.

FIG. **182**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques, en dessous de la cuticule.

FIG. **183**. *Portulaca mucronata*. Étape jeune du développement spermodermique, coupe radiale : *oc*, cristaux d'oxalate calcique dans l'assise *b* du tégument externe ; cm'', ébauche de la formation cuticulaire structurée.

FIG, **184**. Idem. Étape plus avancée du développement du spermoderme, *spd* : *c*, formation cuticulaire structurée externe; m'', ébauche de la membrane secondaire des cellules épidermiques, *a*.

FIG. **185**. Vue de face de l'aspect produit sur une cellule épidermique par le revêtement cuticulaire structuré.

FIG. **186**. *Portulaca pilosa*, Coupe longitudinale de l'ovule en voie de développement : *te*, primine; *ti*, secondine; *nu*, nucelle; *se*, sac embryonnaire: *fn*, funicule.

FIG. **187**. Idem. Coupe transversale de la graine dont le périsperme, *aln*, est déformé par l'expansion de la poche, *o*, produite dans l'assise b' du tégument interne du spermoderme; *ceb*, cotylédons de l'embryon.

FIG. **188**. Idem. Coupe radiale du spermoderme incomplétement mûr.

FIG. **189**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique avec l'aspect superficiel de la différentiation stalactiforme.

FIG. **190**. *Calandrinia grandiflora* ou *speciosa*. Coupe longitudinale de l'ovule. Désignations habituelles.

FIG. **191**. Idem. Étape jeune du développement spermodermique.

FIG. **192**. Idem. Seconde étape du développement du spermoderme : cm'', membrane homogène d'aspect cuticulaire; *p*, papilles; *h*, huile.

FIG. **193**. Idem. Troisième étape montrant l'établissement de la membrane secondaire, m'', assujettie à la différentiation stalactiforme; mêmes désignations que plus haut.

FIG. **194**. Idem. Aspect définitif du spermoderme en section radiale, après l'élimination de tout contenu cellulaire : *pc*, prolongements internes de la membrane secondaire peu développés.

FIG. **195**. Idem. Vue de face de la différentiation stalactiforme sur la face externe des cellules épidermiques, en dessous de la formation cuticulaire, cm''.

FIG. **196**. Idem. Coupe transversale de la graine : *eb*, *ceb*, embryon; *aln*, albumen nucellaire.

FIG. **197**. *Talinum patens*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **198**. Idem. Section transversale de la graine; mêmes désignations que dans la FIG. **196**.

FIG. **199**. Idem. Étape jeune du développement spermodermique : m'', ébauche de la membrane secondaire; *n*, noyau cellulaire; *pr*, protoplasme.

FIG. **200**. Idem. Étape plus avancée de l'évolution du spermoderme : *p*, papilles en forme de boutons; m'', membrane secondaire.

FIG. **201**. Idem. Coupe radiale dans le spermoderme définitif débarrassé de tout contenu cellulaire : *st*, différentiation stalactiforme.

FIG. **202**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques : *p*, papille.

FIG. **203**. Idem. Vue de face des mêmes cellules, après décoloration partielle par l'eau de javelle.

FIG. **204**. Idem. Vue de face des cellules striées de l'assise interne b' de la secondine.

FIG. **205**. *Mesembryanthemum tricolor*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **206**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme : *a* et *b*, les deux assises du tégument externe; a', b', les deux assises du tégument interne; *c*, c', c'', les trois cuticules habituelles.

FIG. **207**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique.

FIG. **208**. Idem. Vue de face de l'assise b' du tégument interne.

FIG. **209**. *Mesembryanthemum pinnatifidum*. Coupe transversale de la graine incomplétement mûre : *eb*, embryon; *alse*, albumen du sac embryonnaire; *aln*, albumen nucellaire.

FIG. **210**. Idem. Étape jeune du développement du spermoderme. Coupe radiale.

FIG. **211**. Idem. Coupe radiale d'une portion du spermoderme définitivement constitué, mais débarrassé de tout contenu cellulaire : *e*, e', deux zones diversement structurées de la membrane secondaire m''.

FIG. **212**. *Mesembryanthemum spectabile*. Coupe transversale de la graine : mêmes désignations que dans la FIG. **209**.

FIG. **213**. Idem. Étape jeune du développement spermodermique.

FIG. **214**. Idem. Coupe radiale dans le spermoderme mûr : *e*, *e'*, deux zones diversement structurées de la membrane secondaire, *m''*, de l'assise épidermique *a*.

FIG. **215**. Idem. Vue de face de quelques cellules épidermiques un peu décolorées par l'eau de javelle.

FIG. **216**. Idem. Vue de face de l'assise interne, *b'*, du tégument interne, *ti*.

FIG **217**. *Mesembryanthemum pomeridianum*. Coupe longitudinale d'une graine très jeune : *te*, *ti*, les deux téguments ; *nu*, nucelle ; *se*, sac embryonnaire.

FIG. **218**. Idem. Étape jeune du développement du spermoderme : *m''*, ébauche de la membrane secondaire ; *oc*, cristaux d'oxalate calcique.

FIG. **219**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique.

FIG. **220**. *Mesembryanthemum crystallinum*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme correspondant à l'endroit marqué *x*, dans la FIG. **209**.

PLANCHE VI.

FIG. **221**. *Polycarpon tetraphyllum*. Coupe longitudinale de l'ovule : *te*, primine ; *ti*, secondine ; *nu*, nucelle ; *se*, sac embryonnaire ; *fn*, funicule.

FIG. **222**. Idem. Coupe radiale du spermoderme : *pc*, prolongements internes de la membrane secondaire.

FIG. **223**. Idem. Vue de face de l'assise épidermique.

FIG. **224**. *Polycarpaea Tereniffae*. Coupe radiale du spermoderme : *cm''*, formation cuticulaire ; *z*, trabécules de la cuticule structurée ; *c*, lamelle cuticulaire externe.

FIG. **225**. *Spergula arvensis*. Coupe longitudinale de l'ovule jeune.

FIG. **226**. Idem. Coupe longitudinale d'un ovule un peu plus développé, montrant l'affaiblissement précoce du tégument interne, *ti*.

FIG. **227**. Idem. Coupe longitudinale de la graine : *eb*, *ceb*, embryon ; *aln*, périsperme ; *ti*, partie visible du tégument interne ; *p*, poils.

FIG **228**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme définitif : *p*, poil coupé longitudinalement ; *cvc*, cavité cellulaire ; *p'*, poil vu en perspective ; *m''*, membrane secondaire ; *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne.

FIG. **229**. Idem. Reproduction plus grossie de l'endroit marqué *ti*, dans la FIG. **227** : *b'*, assise interne à membranes striées de la secondine.

FIG. **230**. Idem. Coupe transversale d'un poil.

FIG. **231**. Vue de face des cellules épidermiques du côté externe.

FIG. **232**. Coupe optique tangentielle d'une cellule épidermique, du côté interne.

FIG. **233**. *Spergula Morisonii*. Section transversale de la graine ailée : *eb*, *ceb*, embryon ; *aln*, périsperme ; *p*, papilles ou poils.

FIG. **234**. Idem. Portion d'une section radiale plus grossie du spermoderme.

FIG. **235**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques

FIG. **236**. *Stellaria holostea*. Section longitudinale de l'ovule : *te*, primine ; *ti*, secondine ; *nu*, nucelle ; *se*, sac embryonnaire ; *fn*, funicule.

FIG. **237**. Idem. Gross. : obj. A, oc. 1. Section transversale de la graine : *ceb*, cotylédons de l'embryon ; *aln*, albumen nucellaire.

FIG. **238**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme, *spd* : *b'* seule assise conservée du tégument interne, *ti*; *te*, tégument externe; *b*, assise interne avec cristaux d'oxalate calcique; *a*, assise épidermique; *r*, replis formés par les membranes des cellules épidermiques; *ʒ*, trabécules de la formation cuticulaire; *c*, lamelle externe très mince; *aln*. périsperme.

FIG. **239**. Idem. Coupe tangentielle d'une cellule épidermique *A*, montrant la manière dont elle s'engrène avec une cellule voisine *B* non figurée; *m'*, membrane primaire; *m''*, membrane secondaire.

FIG. **240**. *Stellaria media*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme : *q*, boutons dépendants de la membrane secondaire. Mêmes désignations que dans la FIG. **238**.

FIG. **241**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique.

FIG. **242**. *Stellaria graminea*. Coupe radiale d'une portion du spermoderme en voie de développement : *cm''*, formation cuticulaire; *c*, *c'*, *c''*, cuticules habituelles.

FIG. **243**. *Cerastium aquaticum*. Coupe longitudinale de l'ovule. Désignations habituelles.

FIG. **244**. Idem. Coupe transversale de la graine. Désignations ordinaires.

FIG. **245**. Idem. Portion d'une coupe radiale plus grossie du spermoderme. Mêmes désignations que dans la FIG. **238**.

FIG. **246**. Idem. Vue de face de l'enchevêtrement des cellules épidermiques *A*, *B*, *C*, du côté interne : *m'*, membranes primaires; *m''*, membranes secondaires; *r*, replis des mêmes membranes.

FIG. **247**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique du côté externe.

FIG. **248**. *Cerastium arvense*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme.

FIG. **249**. Coupe tangentielle optique de l'assise épidermique montrant le mode d'association des cellules *A*, *B*, *C*, *D*, *E*.

FIG. **250**. *Heliosperma alpestre*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **251**. Idem. Coupe transversale de la graine : *eb*, *ceb*, embryon; *alse*, albumen du sac embryonnaire; *aln*, périsperme.

FIG. **252**. *Drymaria cordata*. Portion d'une section radiale du spermoderme : *ʒ*, trabécules de la formation cuticulaire; *c*, lamelle externe.

PLANCHE VII.

FIG. **253**. *Honkenelya peploïdes*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme : *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *c*, *c'*, *c''*, les trois cuticules habituelles.

FIG. **254**. Idem. Vue du réticulum tout à fait superficiel dans la cuticule externe et projeté sur les contours polygonaux des cellules épidermiques.

FIG. **255**. *Holosteum umbellatum*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme : *ti*, tégument interne; *a*, *b*, deux assises du tégument externe; *cm''*, membrane secondaire et formation cuticulaire.

FIG. **256**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique.

FIG. **257**. Idem. Coupe transversale de la graine : *cb*, *ceb*, embryon; *aln*, périsperme; *alse*, albumen du sac embryonnnaire.

FIG. **258**. *Spergularia segetalis*. Section radiale du spermoderme.

FIG. **259**. *Spergularia rubra*. Section radiale du spermoderme : mêmes désignations que dans la FIG. **255**.

FIG. **260**. *Arenaria hispida*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme.

FIG. **261**. *Arenaria serpyllifolia*. Idem.

FIG. **262**. *Sagina glabra*. Idem. Mêmes désignations que plus haut.

FIG. **263**. Idem. Vue de face des cellules épidermiques.

FIG. **264**. *Agrostemma githago*. Coupe longitudinale de l'ovule : désignations ordinaires.

FIG. **265**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme débarrassé de tout contenu cellulaire : *ti*, tégument interne ; *te*, tégument externe, m'', membrane secondaire des cellules épidermiques ; cm'', formation cuticulaire.

FIG. **266**. Idem. Projection des contours sinueux d'une cellule épidermique, du côté externe *A*, et du côté interne *B* ; *C*, limite de la cavité cellulaire.

FIG. **267**. *Gypsophila repens*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme : mêmes désignations que plus haut ; *pc*, prolongements cellulosiques internes de la membrane secondaire.

FIG. **268**. *Lychnis flos-cuculi*. Coupe radiale du spermoderme mûr.

FIG. **269**. *Cucubalus baccifer*. Coupe transversale de la graine incomplétement mûre. Désignations habituelles ; *r*, repli formé dans la couche épidermique autour du funicule *fn*.

FIG. **270**. Idem. Coupe longitudinale de l'ovule : *r*, repli de la couche épidermique du tégument externe.

FIG. **271**. Idem. Portion d'une section radiale du spermoderme, abstraction faite du contenu cellulaire : *c*, c', c'', les trois cuticules ordinaires.

FIG. **272**. Idem. Coupe tangentielle optique d'une cellule épidermique encore assez jeune : *pc*, cordons cellulosiques internes.

FIG. **273**. *Viscaria oculata*. Portion d'une coupe radiale du spermoderme : cm'', formation cuticulaire ; m'', membrane secondaire pleine ; *pc*, prolongements internes de la même.

FIG. **274**. *Silene inflata*. Partie d'une coupe radiale du spermoderme.

FIG. **275**. Idem. Coupe transversale de la graine. Désignations comme dans toutes les figures de même ordre.

FIG. **276**. *Silene noctiflora*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **277**. *Saponaria vaccaria*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **278**. Idem. Vue de face de l'assise interne, b', de la secondine.

FIG. **279**. Idem. Même assise, à un autre endroit de la surface de la graine.

FIG. **280**. *Saponaria ocymoïdes*. Portion d'une section radiale du spermoderme.

FIG. **281**. *Melandryum diurnum*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **282**. *Melandryum album*. Coupe radiale du spermoderme.

FIG. **283**. *Dianthus giganteus*. Coupe longitudinale de l'ovule.

FIG. **284**. Idem. Section transversale de la graine.

FIG. **285**. Idem. Portion d'une coupe radiale du spermoderme. Mêmes désignations que plus haut.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 299
Préliminaires 303
Division 310

PREMIÈRE PARTIE

Étude anatomo-génétique des téguments séminaux des cyclospermées.

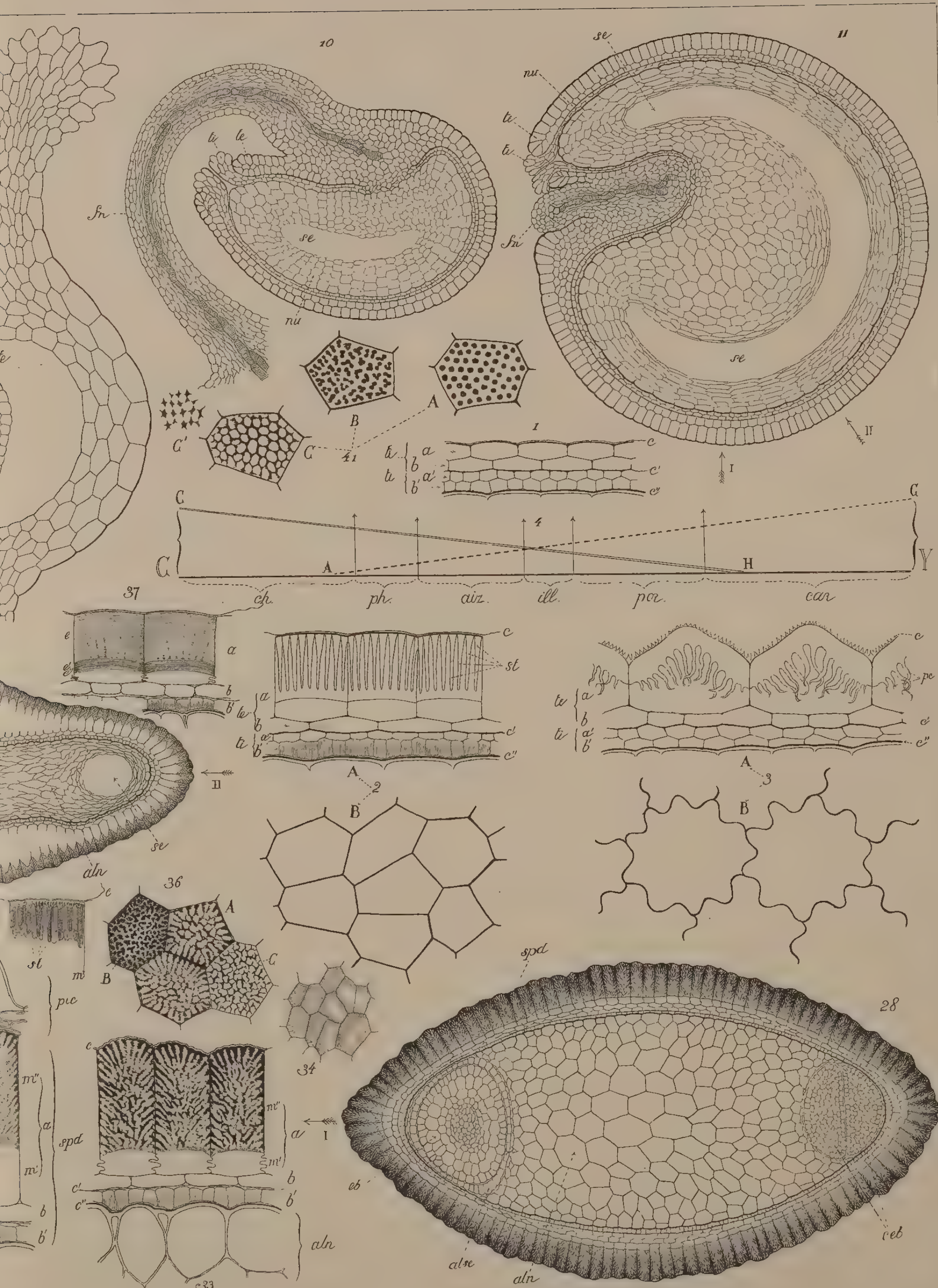
I. OBJET 311
II. MÉTHODE 312
III. OBSERVATIONS 316
A. Chénopodiacées 316
1° *Chénopodiées* 317
a) Genre Chenopodium 317
§ 1. L'ovule et ses téguments . . 317
§ 2. Différentiation stalactiforme . . 322
§ 3. Caractères différentiels des espèces . 326
§ 4. L'amande 330
b) Genre Blitum 332
c) Genre Atriplex 334
d) Genres aberrants 337
2° *Basellées* 341
3° *Amarantées* 241
4° *Gomfrénées* 344
5° *Célosiées* 344
B. Phytolaccacées 345
C. Aizoacées 347
1° *Mésembryanthémées* 347
a) Genre Mesembryanthemum . . . 347
b) Genre Tetragonia 350
2° *Molluginées* 351
D. Illécébrées 352
E. Portulacées 353
a) Genre Claytonia 353
b) Genre Calandrinia 355
c) Genre Talinum 356
d) Genre Montia 357
e) Genre Portulaca 359
§ 1. Espèces à cuticule mince . . 359
§ 2. Espèces à cuticule structurée . . 361

F. Caryophyllées 362
1° *Polycarpées* 363
2° *Alsinées* 364
a) Genre Stellaria 365
b) Genre Cerastium 366
c) Genre Holosteum 367
d) Genre Spergularia 367
e) Genre Arenaria 367
f) Genre Sagina 368
g) Genre Alsine 368
h) Genre Heliosperma 368
i) Genre Spergula 368
j) Genre Honkeneya 370
3° *Silénées* 371
a) Genre Silene 371
b) Genre Viscaria 373
c) Genre Melandryum 373
d) Genre Saponaria 375
e) Genre Lychnis 376
f) Genre Agrostemma 377
g) Genre Gypsophila 378
h) Genres Dianthus et Tunica 378
i) Genre Cucubalus 379
Explication des figures 381

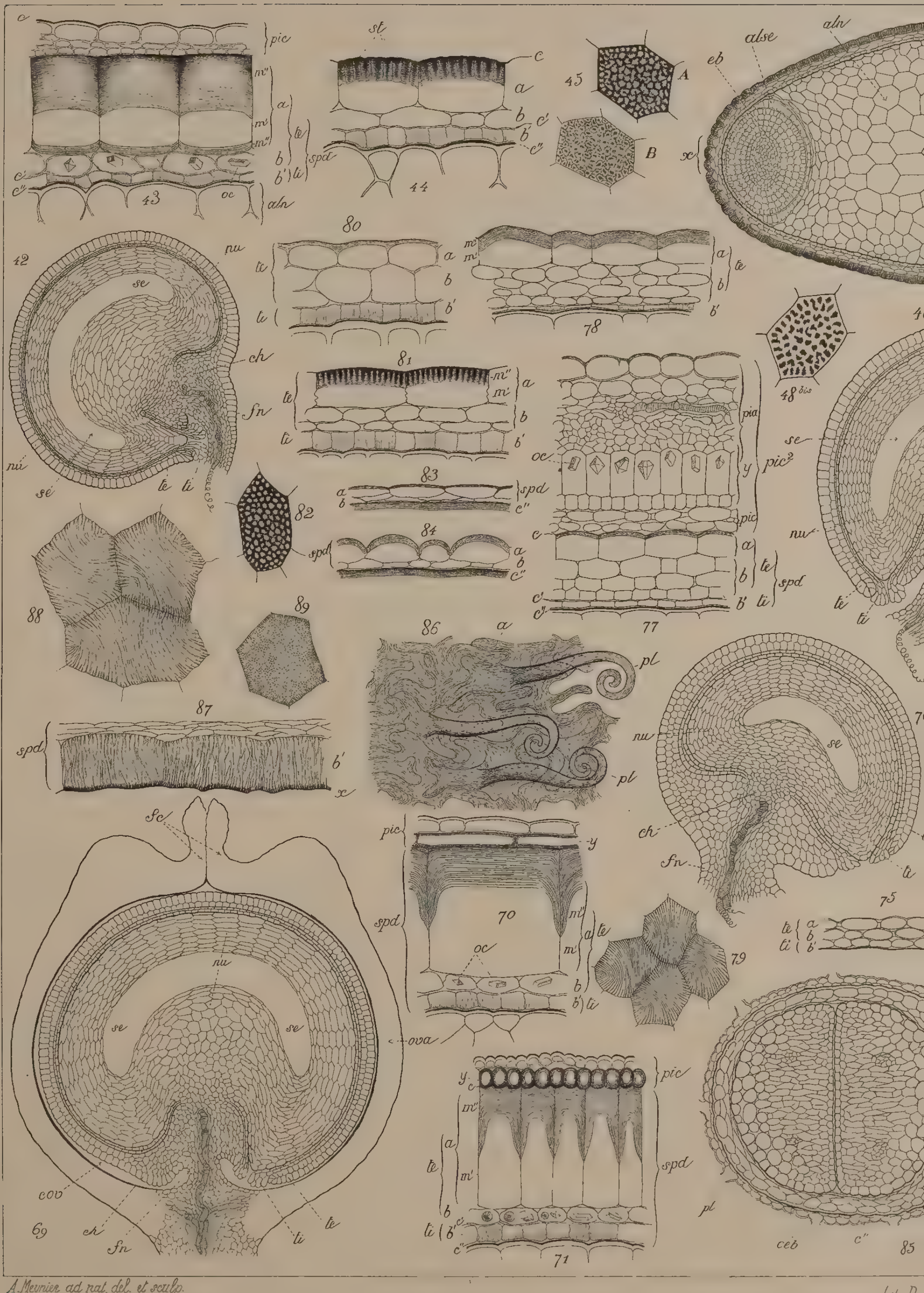
I

A Meunier ad. nat. del. et sculp.

Lit. Dumont

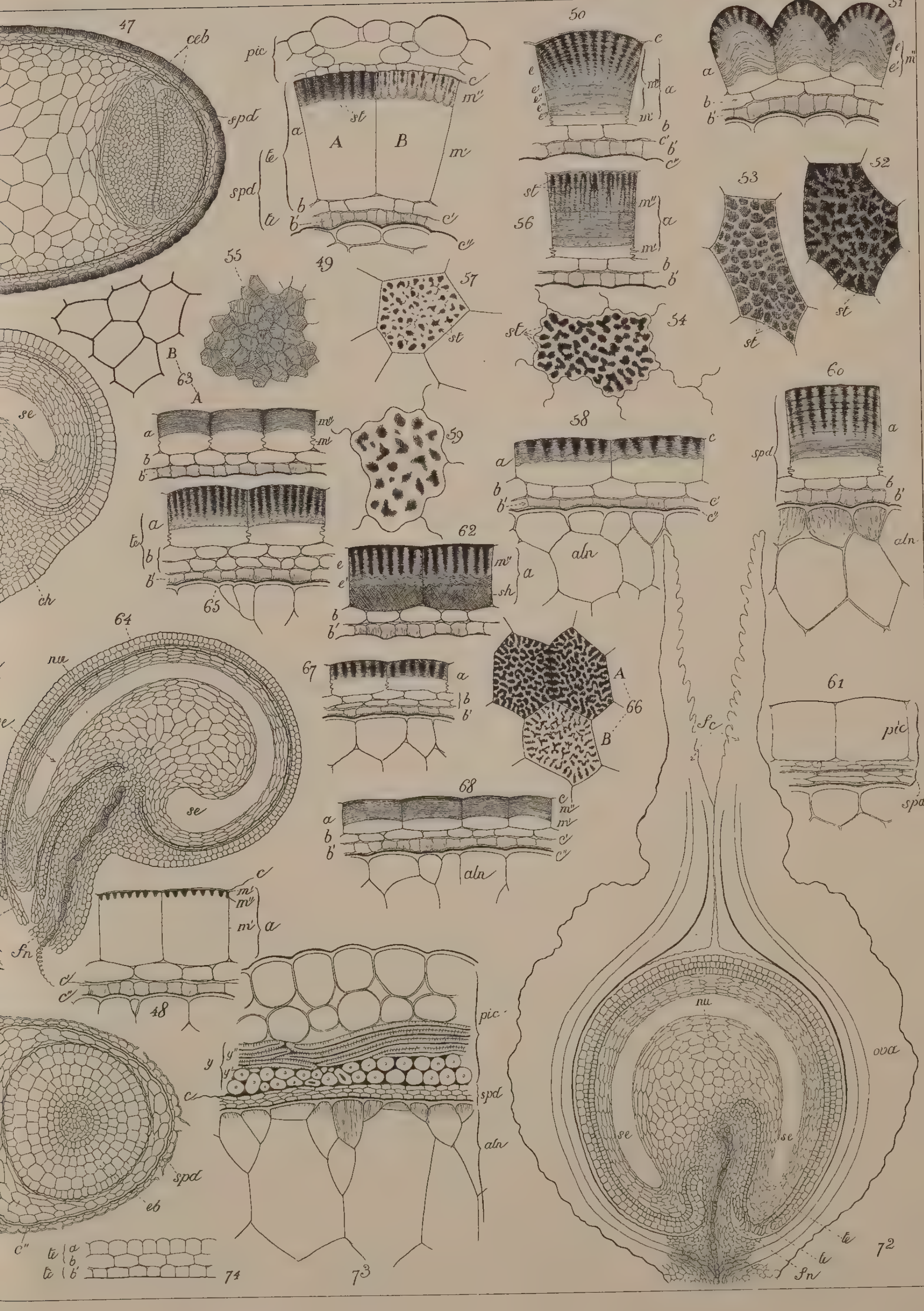

10
11
37
36
34
33
28
41
1
2
3
4
se
nu
ti
te
fn
le
C
A
H
G
Y
ch.
ph.
air.
ill.
por.
car
st
pc
aln
spd
pic
eb
ceb
alse

II

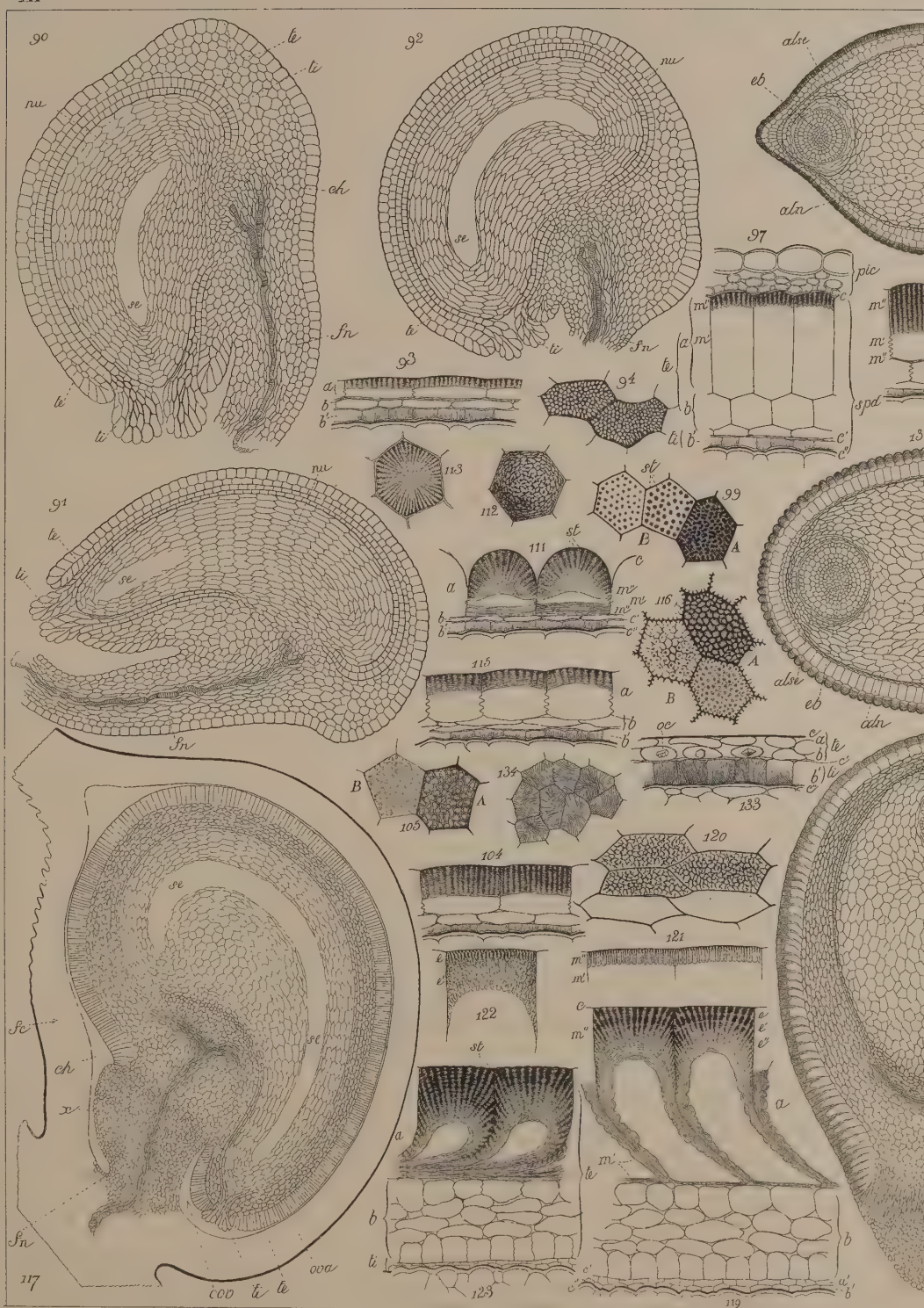


A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith. Dum

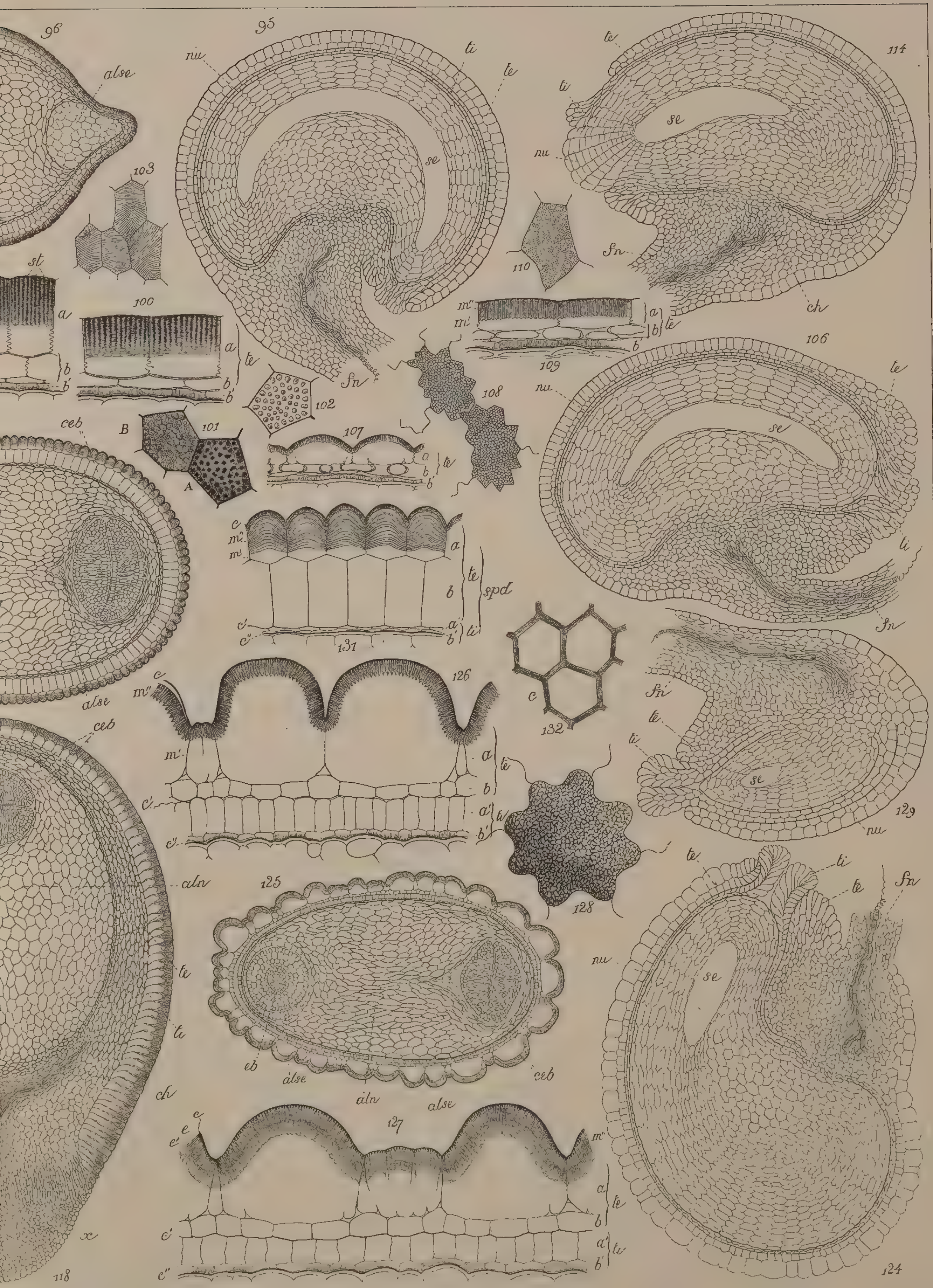


47
ceb
spd
pic
c
m''
st
A
B
a
te
spd
ti
m'
b
b'
c'
c''
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
72
73
74
e
e'
e''
e'''
m'
m''
st
se
ch
nu
fn
fc
aln
sh
pic
spd
ova
y
y'
y''
eb
c''
48
49



A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith.

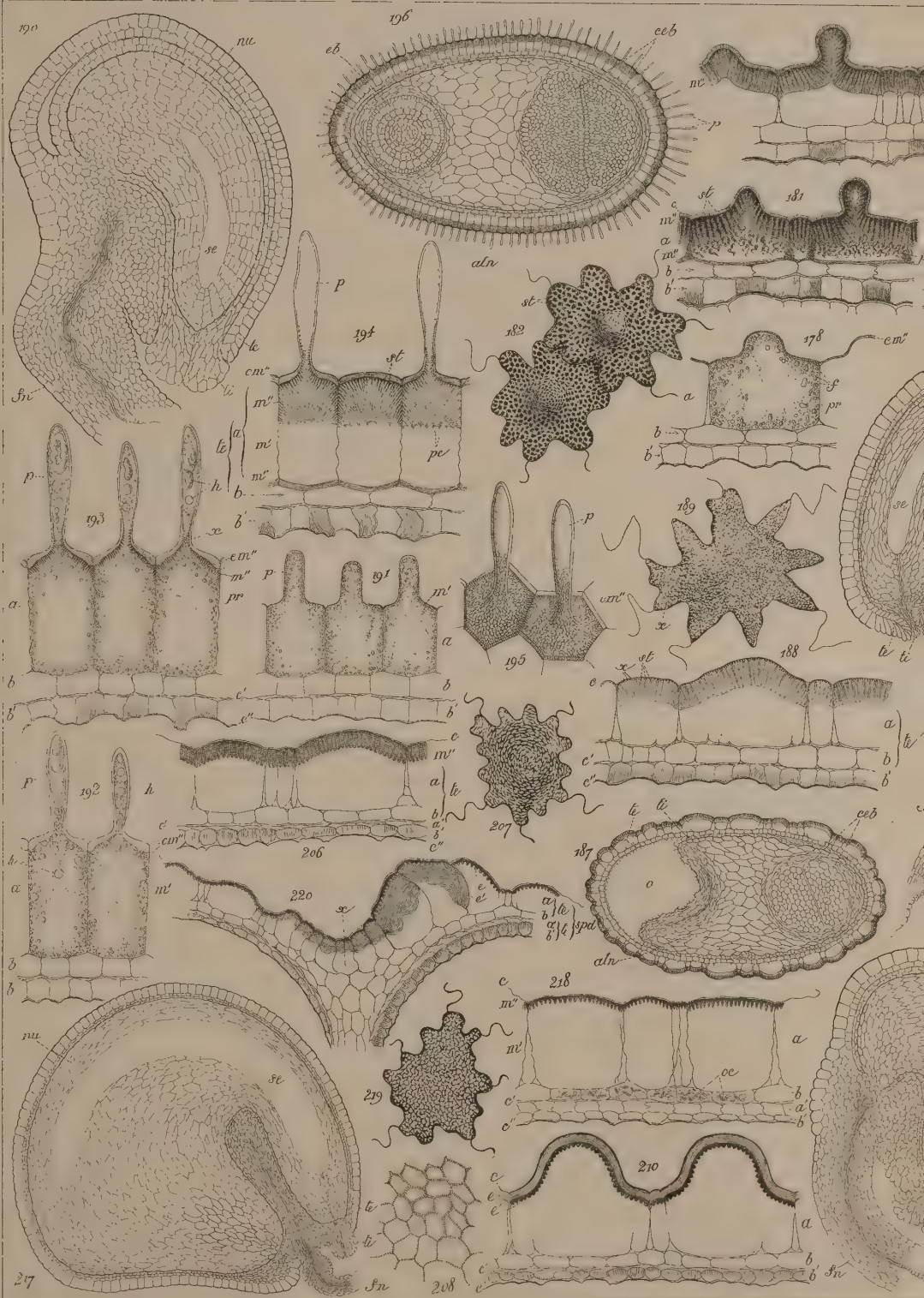

96
95
114
103
100
110
109
106
102
101
108
107
131
132
126
129
128
125
127
124
118
nu
ti
te
se
alse
aln
ceb
eb
ch
fn
st
spd

A Mennin ad nat. del. et sculp.

Lith. Dumon

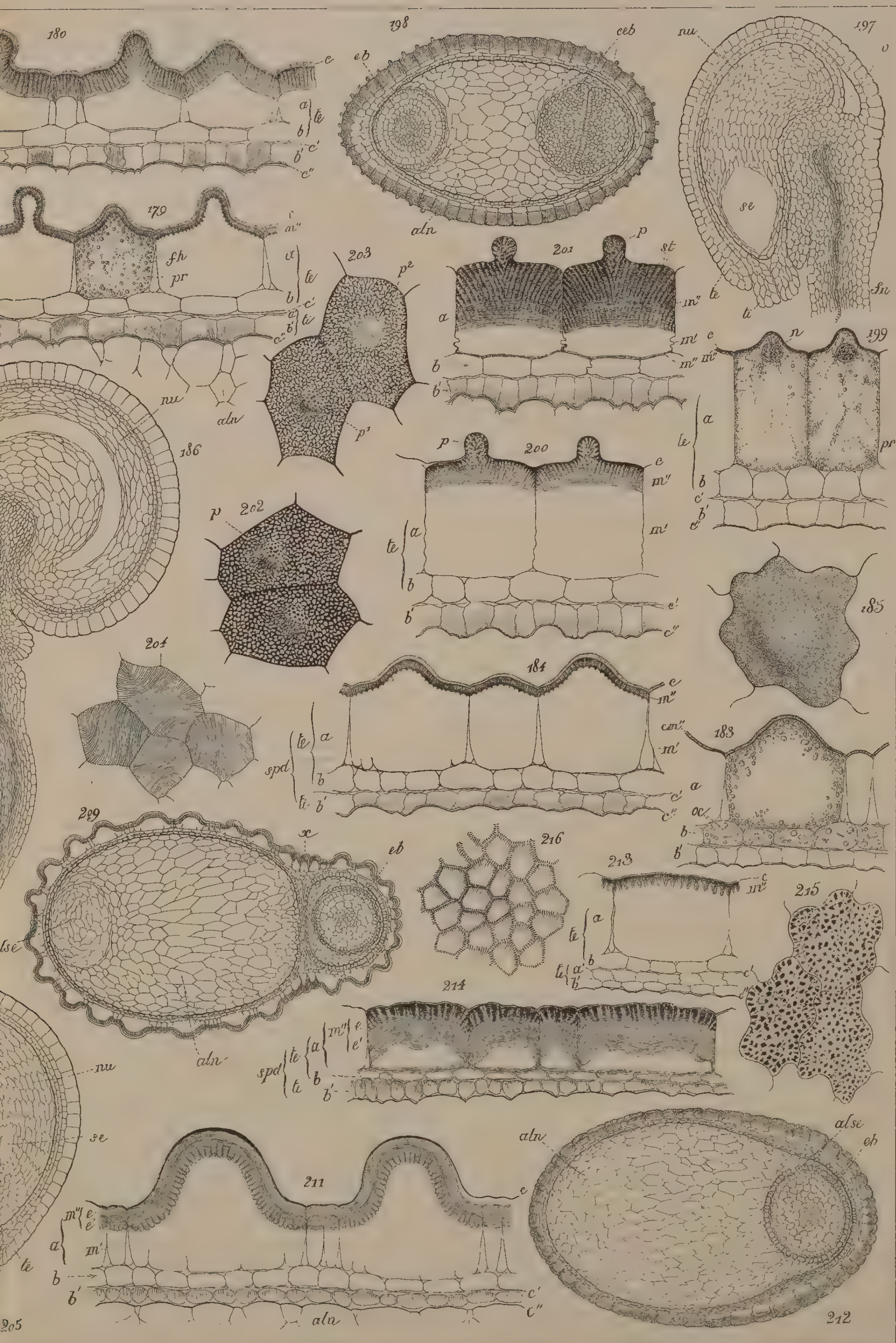
143
139
149
140
141
142
150
151
152
156
167
168
169
170
171
172
173
174
175
nu
se
te
ti
fn
eb
ceb
aln
spd
pia
pic
pic²
oc
alse
a
b
c
m''
o

Louvain.



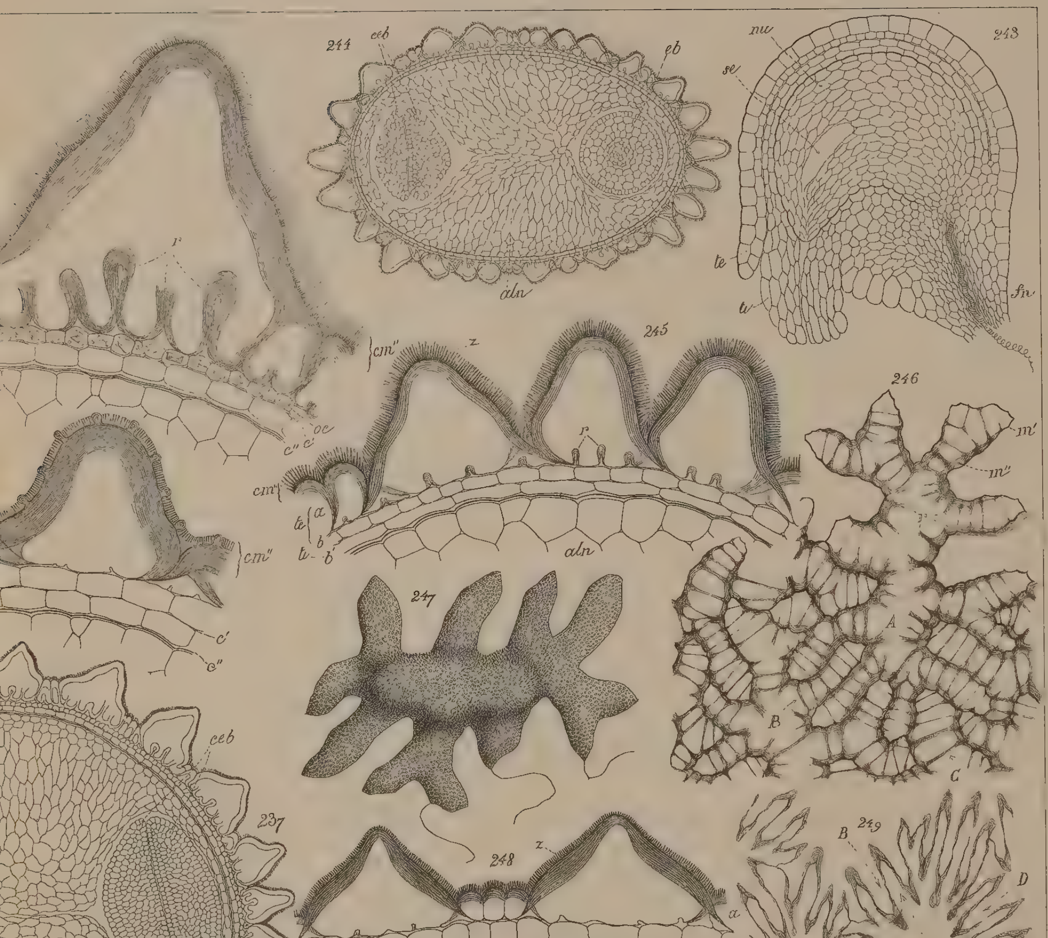
A. Meunier del. et sculp.

Lith. Dumont Lou

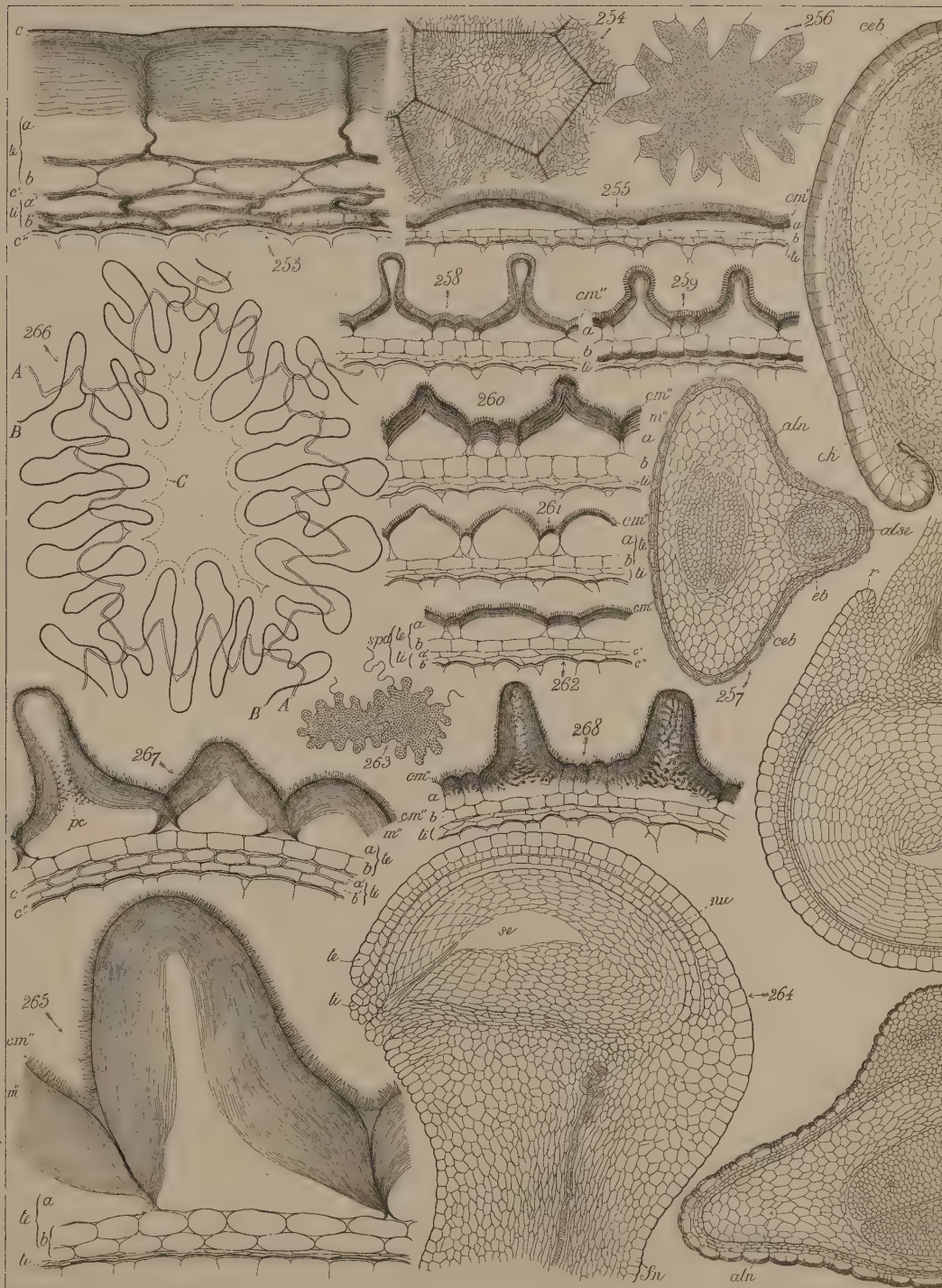

180
198
197
179
203
201
199
186
200
202
185
204
184
183
209
216
213
215
214
211
212
205

A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith. Dum

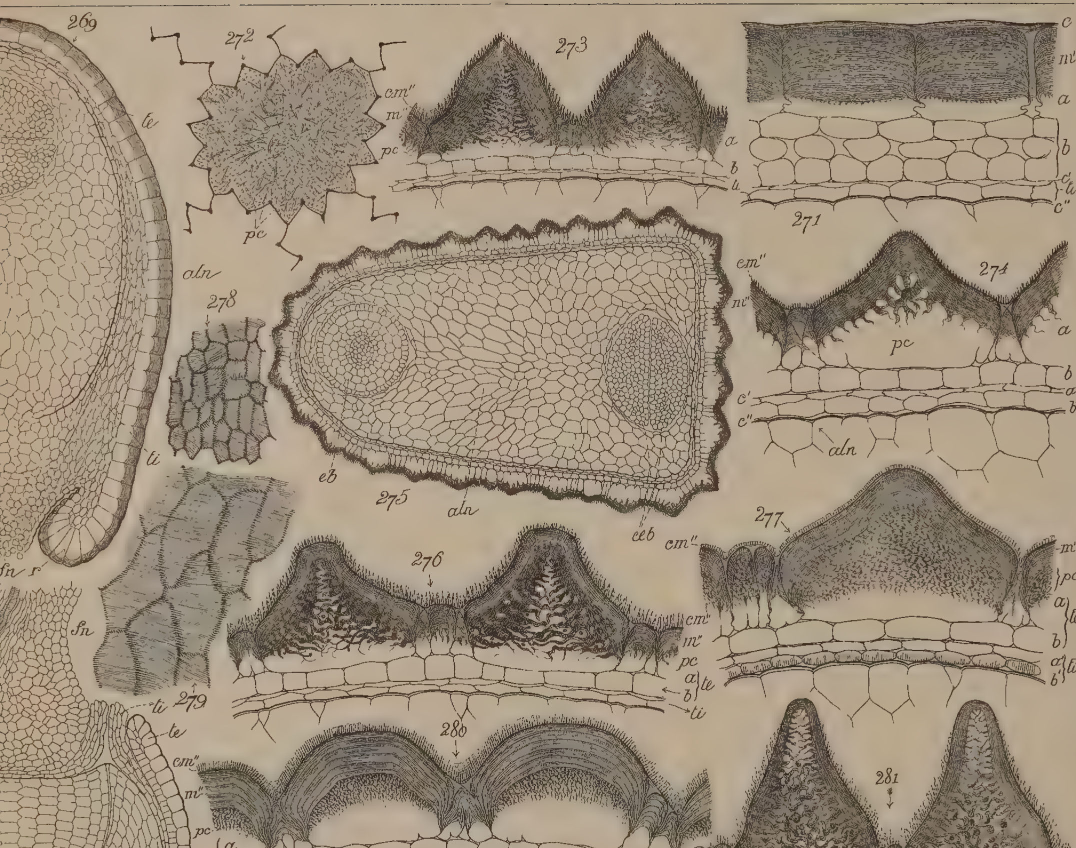


Louvain



A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith. Dumont


269
272
273
271
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
te
ti
aln
fn
se
nu
ch
ceb
cm''
m''
pc
a
b
c
c'
c''
a'
b'
spd

1890

wain.

CONTRIBUTIONS

A L'ÉTUDE DE LA

MUQUEUSE OLFACTIVE

CHEZ LES MAMMIFÈRES

PAR

A. VAN GEHUCHTEN

PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Travail déposé le* 30 *décembre* 1890.)

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DE LA MUQUEUSE OLFACTIVE

CHEZ LES MAMMIFÈRES.

L'existence de deux espèces de cellules, morphologiquement et physiologiquement distinctes comme éléments constituants de l'épithélium olfactif, fut admise pour la première fois par ECKHARDT (1), en 1855. Des cellules épithéliales d'une forme inconnue jusqu'alors, formées d'un corps cylindrique périphérique et d'un prolongement central se terminant par bifurcation à la couche conjonctive sous-jacente, et des cellules fusiformes d'un aspect tout à fait différent des premières : tels sont les deux éléments trouvés par ECKHARDT dans la muqueuse olfactive de la grenouille. Il soupçonna pour ces deux sortes de cellules une fonction physiologique différente, et il émit l'idée que l'une d'elles devait, sans aucun doute, être considérée comme la véritable terminaison des fibrilles olfactives. Mais il ne sut se prononcer à laquelle des deux espèces de cellules il devait attribuer cette fonction nerveuse.

La même année, ECKER(2) publia ses observations sur la muqueuse olfactive de l'homme et de quelques mammifères. Il signale dans ces muqueuses deux espèces de cellules, comme ECKHARDT. Mais pour lui les cellules fusiformes n'atteignent jamais la face libre de l'épithélium; elles doivent être considérées comme des stades de développement des cellules épithéliales ordinaires, destinés à remplacer ces dernières (*Ersatzzellen*). Pour ECKER, l'épithélium olfactif serait donc constitué d'une seule espèce de cellules, à des stades différents du développement. Les unes, cylindriques dans leur partie périphérique, et pourvues d'un prolongement central du côté de la couche conjonctive sous-épithéliale, atteignent la face libre de l'épithélium et se mettent en rapport, par leur prolongement central, avec les fibrilles olfactives; ce sont les véritables cellules olfactives (*Riechzellen*);

(1) ECKHARDT : Beiträge zur Anatomie und Physiologie; Heft I, 1855. p. 77.

(2) ECKER : Bericht über die Verhandl. zur Beford. der Naturwiss. zu Freiburg, i/B; 1855, n° 12.

les autres situées à la base de l'épithélium, engagées plus ou moins loin entre les cellules olfactives voisines, n'atteignent jamais la face libre de l'épithélium : ce sont des cellules olfactives en voie de développement et destinées à remplacer un jour les premières (*Ersatzzellen*).

Le fait trouvé par Eckhardt chez la grenouille fut établi d'une manière définitive, en 1856, pour la muqueuse olfactive de tous les animaux supérieurs, par les remarquables recherches de Max Schultze. Dans une courte communication faite à l'Académie royale de Berlin (1), Max Schultze prouva qu'entre les cellules épithéliales (*Riechzellen* de Ecker) de la région olfactive de l'homme, des mammifères, des oiseaux, des amphibies et des poissons, il existe des cellules particulières (*Ersatzzellen* de Ecker) qui manquent dans d'autres couches épithéliales. La forme, la situation et surtout la façon dont ces cellules se comportent vis-à-vis des réactifs, mises en regard des particularités et de la situation des plus fines fibrilles olfactives, rendent probable, au plus haut point, que ces cellules sont en rapport immédiat avec les terminaisons des nerfs olfactifs et constituent les bouts périphériques de ces mêmes nerfs. Elles devraient donc être considérées comme les véritables *cellules olfactives* (*Riechzellen*).

Et dans son grand travail, publié en 1862(2), il répond aux objections faites à sa manière de voir par des élèves de Bidder et de Reichert. Il bat en brèche les idées régnantes de l'époque : l'existence d'une limite nette et tranchée entre le tissu conjonctif et l'épithélium, ainsi que cette autre idée, admise comme un fait inébranlable, à savoir, que les épithéliums constituent partout, pour le tissu conjonctif sous-jacent, une couche de protection, dépourvue de vaisseaux et de nerfs. Ensuite, appuyé sur des observations nouvelles: terminaisons nerveuses dans les épithéliums acoustique, gustatif et cutané, ainsi que dans les vésicules de Savi, il maintient sa manière de voir sur les rapports de continuité des fibrilles olfactives avec les cellules bipolaires de l'épithélium (ses cellules olfactives) et cela, il le déclare lui-même, sans avoir jamais constaté directement le fait. Il termine ce travail par ces paroles remarquables : » Nach meiner Ansicht, liegt nach der Beschaffenheit der Grenzschicht, in welche man beiderlei Fasern (les fibrilles olfactives et les prolongements centraux des cellules olfactives,)

(1) Max Schultze : *Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut*; Monatsber, der königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, November 1856.

(2) Max Schultze : *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Struktur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren*; aus den Abhandl. der Naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. VII besonders abgedruckt. Halle, 1862.

verfolgen kann, kein Grund vor, an den directen, *unmittelbaren* Zusammenhange beider zu zweifeln. Die Zukunft wird uns, wie ich hoffen will, in den Stand setzen, diese Ansicht durch Beobachtungen zu beweisen (1). » L'avenir lui a donné raison.

Depuis ces recherches, la plupart des histologistes admettent l'hypothèse de Max Schultze, et considèrent les cellules fusiformes ou bipolaires de la muqueuse olfactive comme la terminaison probable des fibrilles olfactives. Exner (2) seul, à notre connaissance, a été d'un avis contraire. Pour lui, les différences morphologiques qui existent entre les deux espèces de cellules de la muqueuse olfactive ne sont pas si profondes que le prétend Max Schultze, et surtout ne suffisent pas, à elles seules, pour qu'on puisse attribuer à ces cellules une fonction différente. Dans les recherches qu'il a faites sur la muqueuse olfactive des amphibies, des oiseaux, des mammifères et de l'homme, il a pu trouver toutes les formes intermédiaires entre les cellules épithéliales et les cellules olfactives de Max Schultze. Il n'y a aucun des caractères attribués par Schultze aux cellules olfactives qu'Exner n'ait pu retrouver également dans des cellules épithéliales. Pour ce qui concerne le mode de terminaison des fibrilles olfactives, Exner croit avoir prouvé que les fibres du nerf olfactif, arrivées dans les couches superficielles du tissu conjonctif, se terminent dans une couche spéciale grossièrement réticulée. Celle-ci existe normalement entre l'épithélium et la couche conjonctive, où elle forme une zone moyenne de la muqueuse olfactive désignée par Exner sous le nom de » *subepitheliale Netzwerk* «. De ce réseau sous-épithélial partent à la fois et les prolongements centraux des cellules épithéliales et les prolongements analogues des cellules olfactives. Ce réseau sous-épithélial forme avec les deux espèces de cellules de l'épithélium, l'appareil de terminaison du nerf olfactif. Il serait difficile de dire, ajoute Exner, si toutes les parties de cet appareil terminal servent au même degré à la perception; sur ce point on ne peut émettre que des hypothèses. Les faits anatomiques considérés en eux-mêmes permettent simplement de conclure : » dass man mit gleichem Rechte jede der beiden Zellenarten als geruchspercipirende Apparat auffassen kann (3) ».

(1) Max Schultze : Ibid. p. 69.

(2) Exner : *Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches*; Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 63, II Abth., p. 44-62, janvier 1871. — *Weitere Studien über die Structur der Riechschleimhaut bei Wirbelthieren*; ibid., Bd. 65, III Abth., p. 7-40, janvier 1872.

(3) Exner : *Weitere Studien*.... etc., p. 38.

Nous nous sommes étendu un peu longuement sur les conclusions de Exner, parce que certains auteurs français ont mal compris ses travaux. Tel est Ranvier. Il affirme à tort qu'Exner, » revenant à la manière de voir d'Ecker, considère les cellules fusiformes d'Eckhardt (cellules olfactives de Max Schultze) comme des cellules épithéliales ordinaires en voie d'évolution (1)! «. D'ailleurs il est bon de contrôler les détails bibliographiques qui accompagnent le livre de Ranvier. Ainsi, dans la même note prérappelée, Ranvier attribue à Eckhardt une manière de voir sur le mode de terminaison des fibrilles olfactives qui est loin d'être conforme à ce que Eckhardt dit à ce sujet dans son mémoire original.

Sans vouloir entrer ici dans des détails bibliographiques plus étendus, que nous réservons pour une publication ultérieure, remarquons cependant qu'en 1874 Cisoff (2) dit avoir vu des faisceaux nerveux en rapport de continuité avec des cellules olfactives. Mais cette observation n'a sans doute pas joui d'un grand crédit, puisque, en 1883, Schwalbe (3) fait remarquer que, jusqu'à cette époque, „la continuité directe d'une cellule olfactive avec une fibre nerveuse n'avait pas encore été constatée avec certitude. "

Ce fut Ehrlich (4) qui, en 1886, appliquant à l'étude de la distribution des fibres nerveuses une nouvelle méthode trouvée par lui (l'injection intraveineuse pendant la vie d'une solution de bleu de méthylène), constata le premier avec certitude la continuité directe des fibrilles olfactives avec les cellules bipolaires de la muqueuse. Ce fait a été confirmé par Arnstein (5). Mais les préparations que donne la méthode de Ehrlich ne se maintiennent que fort peu de temps, à peine une dizaine de minutes; aussi beaucoup d'auteurs hésitent-ils encore à admettre comme définitivement établie la continuité d'une fibrille nerveuse du nerf olfactif avec une cellule olfactive de Max Schultze.

Tout récemment on a essayé de trancher la question en se servant pour l'étude de la muqueuse olfactive de l'admirable méthode de Golgi, qui, entre

(1) Ranvier : Traité technique d'histologie; Paris, 1889, p. 720.

(2) Cisoff : *Zur Kenntniss der Regio olfactoria*; Centralbl. f. medic. Wiss, n° 44, p. 689-691, septembre 1874.

(3) Schwalbe : *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane*, p. 79, Erlangen. 1883.

(4) Ehrlich : *Ueber die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz*; Deutsche medicinische Wochenschrift, n° 4, 1886, cité d'après Arnstein.

(5) Arnstein : *Die Methylenblaufärbung als histologische Methode*; Anatom. Anzeiger, Jahrg. II, n° 5, p. 125-135, 1887.

les mains d'un savant espagnol, Ramón y Cajal, vient de donner des résultats surprenants quant à la structure interne du système nerveux central.

Grassi et Castronovo en Italie, Ramón y Cajal en Espagne ont constaté, d'une manière évidente, la continuité directe des fibrilles olfactives avec le prolongement central des cellules bipolaires de la muqueuse; mais leurs résultats ne sont pas concordants quant aux autres points. Pour Grassi et Castronovo (1), les fibrilles nerveuses variqueuses des nerfs olfactifs du chien, arrivées dans le tissu conjonctif de la muqueuse ou à la base de l'épithélium, se divisent en branches horizontales qui se dirigent parallèlement à la couche épithéliale; de ces branches horizontales partent, par division, de nouvelles branches nerveuses qui montent dans l'épithélium pour s'y continuer avec les cellules olfactives. Quelques fibrilles nerveuses cependant peuvent se rendre directement aux cellules olfactives, sans présenter de trajet horizontal à la base de l'épithélium. A un endroit déterminé de la muqueuse nasale, dans la région du cornet moyen, ces auteurs décrivent un épithélium spécial occupant une zone comprise entre la région olfactive et la région respiratoire qu'ils appellent la *zone limite*. Dans cet épithélium ils ont trouvé en abondance des fibrilles nerveuses variqueuses, se ramifiant dans la partie profonde et dans la zone moyenne de l'épithélium, et se terminant selon toute apparence, les unes librement à la surface même de l'épithélium, les autres dans des cellules olfactives cylindriques. Ils pensent que ces fibrilles nerveuses proviennent du nerf olfactif.

Ramón y Cajal a obtenu des résultats quelque peu différents. Comme il le décrit dans sa communication du mois de septembre 1889 (2), et comme il le figure dans un nouveau travail paru le 10 décembre dernier dans la *Gaceta Sanitaria Municipal* de Barcelone (3), dont il a bien voulu nous envoyer un exemplaire, les fibrilles olfactives prennent leur origine dans les glomérules du bulbe, traversent la lame criblée de l'ethmoïde et le tissu de la sous-muqueuse, et arrivent ainsi au niveau de l'épithélium olfactif; là, elles divergent les unes des autres et se continuent directement avec le prolongement central d'une cellule bipolaire. Chaque fibrille olfactive conserve son indépendance absolue depuis le bulbe olfactif jusqu'à la cellule par laquelle

(1) Grassi et Castronovo : *Beitrag zur Kenntniss des Geruchsorgans des Hundes*; Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 34, p 385-390, 1889.

(2) Ramón y Cajal : *Nuevas applicaciones del metodo de coloración de Golgi*, Barcelona, 1889, p. 1 à 3.

(3) Ramón y Gajal : *Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias*, 1890.

elle se termine. Elle ne s'anastomose jamais avec les fibrilles voisines, et et elle ne se divise en aucun point de son trajet. Le plexus nerveux avec ses ramifications collatérales, décrit par RANVIER au-dessus des cellules basales de l'épithélium olfactif, et les divisions terminales intraépithéliales de GRASSI et CASTRONOVO n'existeraient donc pas. Chacune des fibrilles du nerf olfactif se rend à une cellule olfactive. RAMÓN Y CAJAL n'a jamais rencontré dans la muqueuse olfactive les terminaisons nerveuses intraépithéliales libres, signalées par GRASSI et CASTRONOVO dans la *zone limite* de la muqueuse nasale.

Frappé depuis longtemps des beaux résultats obtenus par RAMÓN Y CAJAL et, après lui, par KÖLLIKER(1) avec la méthode de GOLGI, nous avons voulu contrôler par nous-même, sur la muqueuse olfactive d'embryons de lapin arrivés presque à terme, les assertions de GRASSI et CASTRONOVO et celles du savant histologiste de l'université de Barcelone.

Nos essais ont complétement réussi, et nous sommes heureux de déclarer que la description donnée par RAMÓN Y CAJAL est entièrement conforme à la réalité. Nous avons représenté dans les FIG. **1**, **2** et **3**, différents endroits de la muqueuse olfactive du lapin; les faits annoncés par RAMÓN Y CAJAL s'y montrent avec une entière évidence. Ces figures ont été dessinées à la chambre claire, et sont une reproduction aussi exacte que possible, de nos préparations. C'est assez dire qu'elles ne représentent pas, comme les figures de GRASSI et de CASTRONOVO, des cellules olfactives éparpillées dans un certain nombre de préparations et réunies ensemble dans un même dessin. Cette remarque a son importance, car elle prouve que la réduction ou la précipitation opérée par la méthode de GOLGI peut se faire à la fois sur un grand nombre de cellules voisines d'une même préparation.

Comme nos figures le montrent, les fibrilles nerveuses olfactives traversent le tissu de la sous-muqueuse réunies en faisceaux épais, FIG. **1** et **2**, et arrivent à la base de l'épithélium en conservant sur toute leur longueur le même diamètre. Ces fibrilles sont nettes et présentent des contours réguliers; elles ne sont que très rarement variqueuses. Nous ne les avons jamais rencontrées telles que GRASSI et CASTRONOVO les représentent dans leur figure 1. L'aspect parfois variqueux de ces fibrilles nous semble dû à

(1) KÖLLIKER : *Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems*; Erster Beitrag : *das Kleinhirn*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49, Heft 4, 1889. — Zweiter Beitrag : *das Rückenmark*; Ibid., Bd. 51, Heft 1, 1890.

une réduction incomplète. Dans la figure qui accompagne son premier travail, RAMÓN Y CAJAL leur donne aussi un aspect variqueux; dans la figure 1ª de son mémoire sur le bulbe olfactif, il les représente au contraire telles que nous les avons rendues dans nos figures, et il remarque expressément que : » la fibrille nerveuse olfactive conserve toujours son diamètre originaire et son unité sur tout son parcours (1). »

Arrivées à la base de l'épithélium, les fibrilles olfactives décrivent un coude brusque pour s'engager entre les cellules épithéliales et se rendre ensuite à leur destination. Cette inflexion de la fibrille nerveuse, observée aussi par RAMÓN Y CAJAL, existe assez souvent; elle est loin cependant d'être constante. D'après nos observations et nos figures, le plus grand nombre des fibrilles olfactives se rendent directement de la sous-muqueuse à la cellule bipolaire de l'épithélium, en suivant un trajet légèrement ondulé. Au niveau du corps de la cellule bipolaire, la fibrille olfactive, devenue ici prolongement central de la cellule olfactive, se termine en se continuant insensiblement avec la masse cellulaire. Celle-ci présente une partie centrale claire, d'une teinte brunâtre, entourée par une zone très foncée. La partie claire indique la place du noyau; la zone foncée périphérique, la couche de protoplasme entourant le noyau. Au point d'union du prolongement central avec le corps cellulaire, cette zone périphérique prend la forme d'un petit cône triangulaire caractéristique. La zone de protoplasme est très abondante au-dessus du noyau. Cette masse protoplasmatique se rétrécit insensiblement et se transforme en un prolongement périphérique épais et régulier qui s'étend jusqu'à la surface libre de l'épithélium. Ce prolongement de la cellule bipolaire a une longueur variable, d'après la place occupée par le corps de la cellule au sein de l'épithélium. Son trajet n'est pas toujours rectiligne; il est souvent ondulé, FIG. **2**, *a*, et décrit quelquefois un coude assez brusque, FIG. **1**, *a*. Nous l'avons trouvé dans toutes nos préparations beaucoup plus épais que GRASSI et CASTRONOVO ne l'ont représenté dans leurs figures.

Dans les figures qui accompagnent les deux articles précités de RAMÓN Y CAJAL, ainsi que dans celles du travail de GRASSI et CASTRONOVO, le prolongement périphérique s'étend jusqu'à la limite exacte de l'épithélium, où il se termine par une surface plane. Il est le plus souvent difficile de juger du mode de terminaison de ce prolongement périphérique, à cause d'un

(1) RAMÓN Y CAJAL : loc cit., p 5.

précipité abondant de chromate d'argent qui recouvre ordinairement la surface épithéliale. Cependant, dans quelques unes de nos préparations, certaines parties de l'épithélium présentant des cellules olfactives étaient dépourvues de ce dépôt. Telle la préparation que nous avons rendue dans la FIG. 3. A cet endroit de l'épithélium olfactif, il n'y a qu'une seule cellule bipolaire colorée par le chromate d'argent, à côté de deux fibrilles olfactives qui, sortant du tissu conjonctif sous-épithélial, viennent se perdre dans l'épaisseur même de l'épithélium, non pour s'y terminer librement, mais pour s'y continuer avec le prolongement central de cellules bipolaires qui n'ont pas subi la réduction. La cellule olfactive est pourvue d'un prolongement central que l'on peut poursuivre très loin dans le tissu de la sous-muqueuse. Le prolongement périphérique large et à contours réguliers dépasse ici nettement la limite externe de l'épithélium, *le*, et se termine par un prolongement plus grêle assez long. La FIG. 4 représente une disposition analogue. Ici la cellule bipolaire n'a subi la réduction que dans sa moitié périphérique; le prolongement externe dépasse aussi la face libre de l'épithélium et présente trois cils terminaux. Cela rappelle les cils olfactifs que RANVIER décrit comme surmontant le prolongement externe des cellules bipolaires chez les batraciens anoures (1).

Les observations de EHRLICH et de ARNSTEIN avec la méthode au bleu de méthylène, et celles plus démonstratives encore de GRASSI et CASTRONOVO, RAMÓN Y CAJAL et les nôtres faites avec la méthode de GOLGI, prouvent avec une entière évidence la continuité directe des fibrilles olfactives avec les cellules bipolaires de la muqueuse et l'absence totale de plexus nerveux à la base de l'épithélium, plexus admis par RANVIER et EXNER. RANVIER se trompe donc quand il dit : » Les histologistes qui prétendent avoir vu les fibrilles du nerf olfactif, après avoir traversé la membrane basale, se continuer directement avec les prolongements centraux des cellules olfactives, ont donc été victimes d'une illusion (2). «

Ainsi se trouve établi d'une façon définitive, pour l'épithélium de la muqueuse olfactive des mammifères aussi bien que pour les épithéliums cutanés, cornéen, gustatif et acoustique, un fait entrevu par MAX SCHULTZE en 1856, à savoir : la pénétration des fibrilles nerveuses de la sous-muqueuse dans l'épithélium correspondant, et, dans le cas spécial qui nous occupe, la

(1) RANVIER : *Traité technique d'histologie*; Paris, 1889, p. 716.

(2) RANVIER : Loc. cit., p. 724, note 1.

continuité directe de ces fibrilles nerveuses avec des cellules épithéliales spéciales; fait, qu'en 1856, KÖLLIKER disait être, dans l'état de la science à cette époque et sous l'empire des idées régnantes, „ une impossibilité histologique « (eine histologische Unmöglichkeit) (1), et que REICHERT (2), en 1861, appelait encore » une curiosité « (Curiosum), ne devant vivre que quelques jours.

Comme deuxième élément de l'épithélium olfactif, mis en évidence par le chromate d'argent, on trouve les cellules épithéliales ordinaires, décrites exactement par RAMÓN Y CAJAL, et dont nous avons reproduit quelques types dans les FIG. **3** et **5**. Ces cellules, connues depuis longtemps, présentent une partie périphérique nettement cylindrique et une partie centrale irrégulière se terminant souvent par bifurcation à la limite interne de l'épithélium, *li*. Dans la muqueuse olfactive du lapin, nous n'avons jamais rencontré de cellules épithéliales analogues à celles figurées par GRASSI et CASTRONOVO sur la muqueuse du chien. Sur des coupes verticales et transversales faites à travers les fosses nasales intactes, nous n'avons rencontré nulle part non plus des terminaisons nerveuses dans des cellules cylindriques analogues à celles représentées par ces mêmes auteurs dans les FIG. 2 et 3 de leur travail.

Mais, ainsi que RAMÓN Y CAJAL l'a fait remarquer le premier, le chromate d'argent ne se dépose pas seulement dans les cellules nerveuses bipolaires, les fibrilles nerveuses et les cellules épithéliales de la muqueuse olfactive; il remplit aussi toute la cavité des nombreuses glandes éparpillées dans cette muqueuse et connues sous le nom de » glandes de BOWMAN «, que KÖLLIKER leur a donné. Nos FIG. **6** à **12** rendent l'aspect de quelques unes de ces glandes. Elles prouvent d'abord que leur volume est variable : les unes, petites, se terminent en simple cul-de-sac à une faible profondeur de la sous-muqueuse, FIG. **6**; les autres, plus longues, ou bien traversent en ligne droite une grande partie de la sous-muqueuse, FIG. **8**, ou bien se replient à angle droit sur elles-mêmes pour prendre une direction parallèle à l'épithélium, FIG. **7**. Nos figures prouvent encore, et RAMÓN Y CAJAL à déjà signalé cette particularité, que toutes les glandes ne sont pas simples : on en trouve plusieurs bifurquées à leur extrémité terminale, FIG. **9** et **12**,

(1) KÖLLIKER : *Untersuchungen zur vergl. Gewebelehre*; Sitzungsb. der Würzburger physik. medecin. Ges., 13 December 1856, p. 33 et 34.

(2) REICHERT : *Der Bau des menschlichen Gehirns*; 2te Abth., 1861, p. 4, Anmerkung.

quelquefois même formées de la réunion de trois ou de quatre tubes glandulaires, FIG. **10**. Le chromate d'argent déposé dans l'intérieur de la glande forme un moule reremarquable, reproduisant, jusque dans ses moindres détails, la cavité glandulaire et la disposition réciproque des éléments glandulaires. Les bords de ce moule sont festonnés; les festons correspondent aux dépressions qui existent entre des cellules glandulaires voisines, et les bords excavés du moule représentent la surface libre bombée des mêmes éléments.

Un fait qui n'a pas encore été signalé, croyons-nous, est le suivant : la méthode de GOLGI, employée d'après les prescriptions de RAMÓN Y CAJAL, colore aussi les éléments cellulaires du tissu conjonctif. Nous avons reproduit dans les FIG. **13** et **14** deux cellules du tissu conjonctif sous-épithélial de la muqueuse olfactive du lapin. Mais ces cellules fixent peut-être le chromate d'argent plus difficilement que les éléments nerveux, les cellules épithéliales et les produits glandulaires; nous ne les avons en effet rencontrées qu'une seule fois dans nos préparations.

Avant de terminer ce travail, nous croyons rendre service à ceux de nos collègues qui voudraient essayer la méthode rapide de GOLGI, en appelant leur attention sur un détail qui peut avoir une certaine importance. Au commencement de nos recherches, faites aux mois de mai et juin 1890, nous ne parvenions pas à obtenir des réductions ni dans la moelle embryonnaire du poulet, ni dans la moelle d'animaux nouveau-nés, tout en obtenant des résultats satisfaisants pour les cellules pyramidales de la couche corticale grise du cerveau. En reprenant au commencement du mois de décembre nos essais interrompus pendant plusieurs mois, nos résultats sur la moelle ne furent pas meilleurs. Cependant nous croyons avoir suivi rigoureusement les prescriptions données par RAMÓN Y CAJAL : après avoir laissé nos morceaux de moelle dans le mélange d'acide osmique et de bichromate de potasse pendant un temps variant de 24 heures à 3 jours, nous les plongeons pendant 24 à 48 heures dans une solution de nitrate d'argent à 0,75 o/o. Nous avons alors écrit au professeur de Barcelone. Avec une courtoisie à laquelle nous nous plaisons à rendre hommage, non seulement il nous a donné des détails techniques précis, mais il a bien voulu nous envoyer un certain nombre de ses remarquables préparations de moelle embryonnaire de poulet, moelle de chat nouveau-né et du cervelet. Entretemps, l'idée nous vint de pratiquer des coupes dans des morceaux de moelle embryon-

naire de poulet et de chat nouveau-né, que nous avions abandonnés dans la solution de nitrate d'argent au mois de juin dernier.

Tous ceux qui ont pratiqué la méthode rapide de Golgi savent qu'au sortir du nitrate d'argent les pièces ne se conservent pas très longtemps dans l'alcool : elles noircissent et se gâtent. Nous en avons fait nous-même maintes fois l'expérience.

Ramón y Cajal, dans la lettre qu'il nous a écrite, dit lui-même : » Les lavages à l'alcool à 40° ne doivent se prolonger plus d'une heure, car le même alcool fort ronge, en prolongeant les lavages, les fibres plus délicates « ; mais il ne parle pas de la durée d'action de la solution du nitrate d'argent. Dans ses publications, au contraire, il recommande de laisser les pièces environ 30 heures dans la solution, sans ajouter si un séjour plus prolongé est favorable ou non à la réaction.

Kölliker, dans son travail récent sur la moelle épinière, laisse les pièces de 30 à 48 heures dans la solution d'argent ; il ajoute que les pièces ne se conservent tout au plus dans l'alcool fort que pendant quelques semaines.

Elles deviennent inutilisables après 3 à 6 semaines de séjour dans l'alcool à 40°.

Grassi et Castronovo disent qu'au sortir du bain d'argent, les morceaux doivent être coupés rapidement ; sinon, ajoutent-ils, ils se gâtent, qu'on les laisse dans la solution de nitrate d'argent ou qu'on les transporte dans l'alcool fort.

C'est là sans contredit un côté défectueux de la méthode ; car, dans ces conditions, c'est à peine si l'on peut utiliser un petit nombre de morceaux d'une moelle embryonnaire un peu longue, telle qu'une moelle d'embryon de vache par exemple, le temps faisant défaut pour faire toutes les coupes. On s'expose ainsi à perdre des matériaux précieux.

Nous nous attendions donc à n'obtenir aucun bon résultat. A notre grande satisfaction il en fût autrement.

Ces moelles de chat nouveau-né, qui, traitées pendant 24 à 48 heures par le nitrate d'argent, ne nous avaient montré aucune réduction au mois de juin dernier, nous présentaient, après un séjour de six mois dans ce liquide, de nombreuses cellules nerveuses réduites, avec tous leurs prolongements, dans toutes les régions de la substance grise. Dans les quelques morceaux de moelle embryonnaire de poulet du huitième jour, nous

avions de nombreuses *cellules des cordons*, l'entrecroisement des cylindres-axes dans la commissure antérieure et des cellules épendymaires, telles qu'elles ont été si bien décrites par Ramón y Cajal. Un séjour prolongé dans le bain de nitrate d'argent ne gâte donc pas les pièces du système nerveux; au contraire, la réduction est d'autant plus étendue que le séjour a été plus prolongé. Ajoutons un mot pour prévenir tout malentendu : le séjour dans le nitrate doit se faire *à l'obscurité*. A la lumière, les morceaux brunissent et noircissent très vite. Nous avons répété depuis lors plus d'une fois l'expérience, et toujours avec le même résultat. Les figures qui accompagnent ce travail proviennent de muqueuses olfactives qui ont séjourné dix jours dans le bain d'argent.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire.
Obj. D et ocul. 4 de Zeiss.

FIG. **1** et **2**. Continuation immédiate des fibres du nerf olfactif avec le prolongement central des cellules bipolaires de la muqueuse. Des faisceaux de fibres nerveuses traversent le tissu conjonctif sous-épithélial. Arrivées à la base de l'épithélium, les fibrilles nerveuses qui les constituent s'écartent en divergeant les unes des autres, entrent dans l'épithélium et se continuent directement avec la cellule olfactive. Le prolongement périphérique de la cellule bipolaire, plus gros que le prolongement central, atteint la surface libre de l'épithélium, au moins quand la réduction a été complète. Il suit, le plus souvent, un trajet rectiligne, quelquefois cependant il s'incurve sur lui-même, *a*; *le*, ligne indiquant la limite externe de l'épithélium; *li*, ligne indiquant la limite interne.

FIG. **3**. Une cellule bipolaire dont le prolongement périphérique dépasse la limite externe de l'épithélium, *le*, et se termine par un cil grêle. A gauche, deux fibrilles nerveuses; les cellules olfactives, avec lesquelles ces fibrilles nerveuses doivent se continuer, n'ont pas été réduites. A droite, deux cellules épithéliales ordinaires.

FIG. **4**. Une cellule bipolaire ou olfactive qui n'a subi la réduction que dans sa moitié externe. Le prolongement périphérique dépasse la limite externe de l'épithélium, *le*, et se termine par trois filaments ou cils.

FIG. **5**. Quelques cellules épithéliales de la muqueuse olfactive.

FIG. **6** à **12**. Différents types de glandes de BOWMAN.

FIG. **13** et **14**. Deux cellules conjonctives du tissu sous-épithélial colorées en noir par le chromate d'argent.

le
li
a
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

SUR LE SORT DE LA PEPTONE

INJECTÉE DANS LE SANG

PAR

J. DENYS & J. POOT

PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE — ÉTUDIANT EN MÉDECINE

A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

SUR LE SORT DE LA PEPTONE
INJECTÉE DANS LE SANG

HISTORIQUE.

Plósz et Gyergyai (1) sont les premiers qui paraissent avoir étudié le sort des peptones injectées dans le sang. A un chien de 4 1/2 kilogr. ils administrèrent par cette voie 20 gr. de peptone dissous dans 200 cc. d'eau, et ayant recueilli le sang trois heures plus tard, ils purent y constater la présence de ce corps. D'après eux, la peptone circulerait comme telle dans le sang pendant un temps relativement considérable, en serait reprise peu à peu par le foie et transformée par lui en substances albuminoïdes.

Les expériences furent reprises par Schmidt-Mülheim (2) avec la peptone de Witte purifiée, et donnèrent entre ses mains des résultats tout différents. Cet auteur trouve qu'au bout de fort peu de temps la peptone a disparu complétement, comme le démontre l'absence de réaction du biuret dans le sang débarrassé des substances albuminoïdes. Le tableau suivant résume ses recherches.

POIDS DU CHIEN EN KILOGR.	QUANTITÉ DE PEPTONE INJECTÉE EN GRAMMES	DURÉE DE L'INJECTION	TEMPS ÉCOULÉ DEPUIS L'INJECTION	RÉSULTAT FOURNI PAR LA RÉACTION DU BIURET
Chien I. 8,50	6	37 sec.	10 min.	réaction négative.
Chien II. 10,65	10	62 »	10 »	» »
Chien III. 9,20	10	29 »	15 »	» »
Chien IV. 28,30	6,3	2 min.	2 »	» positive.
			17 »	» négative.
			32 »	» »
			62 »	» »
Chien V. 9,8	5	3 »	1 »	» positive.
			6 »	» moindre.
			16 »	» négative.
			36 »	» »

(1) Plósz et Gyergyai : Ueber Pepton u. Ernährung mit denselben; Pflüger's Archiv, Bd. IX, 1874.

(2) A. Schmidt-Mülheim : Beiträge zur Kenntniss des Peptons und seiner physiologischen Bedeutung; Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., 1880.

L'auteur conclut, contrairement à Plósz et à Gyergyai, que la peptone injectée dans le sang disparaît rapidement. On peut encore l'y retrouver 6 minutes après l'injection, mais déjà sa quantité a diminué beaucoup, et après 16 minutes il n'en reste plus de traces.

Qu'est devenue la peptone? Plusieurs hypothèses se présentent. Dans la première, cette substance serait éliminée par les reins; mais cette interprétation ne peut être admise. Car, à la suite de l'injection de quantités aussi notables, la pression du sang baisse considérablement et la sécrétion urinaire s'arrête pour plusieurs heures. De plus, dans un cas, Schmidt-Mülheim rechercha la peptone dans l'urine, après décoloration, il est vrai, par le noir de charbon, et il n'obtint pas de réaction du biuret. L'élimination par les reins n'explique donc pas la disparition de la peptone.

Une seconde hypothèse est celle de la transformation des peptones dans le sang et par le sang. Pour voir jusqu'à quel point elle est admissible, Schmidt-Mülheim ajouta de minimes quantités de peptones à du sang frais défibriné, et le maintint à la température du corps, en ayant soin de l'agiter continuellement. Or, même après plusieurs heures de contact, la peptone s'était maintenue. Ces expériences furent répétées un grand nombre de fois, et modifiées de diverses façons; elles donnèrent toujours le même résultat.

L'auteur s'y prit alors autrement. Supposant que le sang perdait rapidement son pouvoir modificateur après sa sortie des vaisseaux, il le reçut directement dans des vases renfermant des quantités variables d'une solution de peptone; celle-ci ne disparut pas davantage. Il faut donc admettre que la disparition n'est pas due au sang.

Schmidt-Mülheim démontra ensuite que ce rôle ne revient pas au foie. En effet, ayant injecté à un chien de 16 kilogr., auquel il avait lié la veine porte et l'artère hépatique, 1,5 gr. de peptone, il ne parvint pas à déceler ce corps dans le sang dix minutes après l'injection. L'animal fut tué. A l'autopsie on constata que les vaisseaux de l'estomac et de l'intestin étaient gorgés de sang, tandis que le foie était extraordinairement pâle et anémié : preuve que la circulation y avait été suspendue. Après avoir écarté l'élimination par les reins et la transformation par le sang ou le foie, Schmidt-Mülheim, dont l'attention venait d'être fixée par l'action de la peptone sur la coagulation du sang, abandonna ses recherches premières, de sorte que le problème du sort des peptones demeura inachevé.

En résumé ses travaux établissent :

1° Que la peptone injectée dans le sang disparaît rapidement;

2° Que cette disparition n'est pas due à une élimination par les urines;

3° Qu'elle s'opère même quand la circulation est suspendue dans le foie;

4° Qu'elle ne se fait pas dans le sang extravasé, même aussi frais que possible.

Le travail de SCHMIDT-MÜLHEIM parut en 1880. La même année, SALVIOLI(1) étudia au moyen de la circulation artificielle l'action de certains agents sur la contractilité d'anses intestinales excisées, mais maintenues vivantes.

Quoique son travail ne se rapporte pas directement à notre sujet, il renferme néanmoins une expérience qui mérite d'être citée.

Ayant introduit dans une anse dix grammes d'eau tenant en dissolution un gramme de peptone, et ayant fait passer du sang artérialisé dans les vaisseaux pendant quatre heures consécutivement, il ne trouva plus que des traces de peptone dans le liquide intestinal. On pourrait croire que cette substance a été résorbée comme telle par le sang, mais il n'en est rien, car celui-ci, analysé, se montra complétement libre de peptone. Cette dernière avait donc subi une transformation. Mais où, dans le sang lui-même ou bien dans la muqueuse intestinale? Pour résoudre la question, SALVIOLI, au lieu d'introduire la peptone dans la cavité intestinale, l'ajouta au sang, et, recommençant l'expérience, il trouva qu'elle ne disparaît plus. Il en conclut que la peptone ne peut être transformée par le sang, et que l'agent de sa métamorphose est la muqueuse intestinale.

Ces expériences confirment ainsi le fait, trouvé par SCHMIDT-MÜLHEIM, que la disparition des peptones n'est pas produite par le sang, et elles sont de nature à ajouter à nos connaissances un détail de plus : à savoir, le rôle de la muqueuse intestinale, comme agent reconstituant des albumines.

Dans un travail de FANO (2), nous trouvons également quelques faits confirmatifs de certaines expériences de SCHMIDT-MÜLHEIM. Au moyen d'un tube introduit dans la veine jugulaire, il injecte directement dans l'oreil-

(1) G. SALVIOLI : Eine neue Methode für die Untersuchung der Functionen des Dünndarms; Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., 1880, Suppl.-Band.

(2) FANO : Das Verhalten des Peptons u. Tryptons gegen Blut u. Lymphe; Arch. f. Anat. u. Phys., Physiol. Abth., 1881.

lette droite, et aussi rapidement que possible, une solution de peptone. Pendant l'injection même et dans les premiers temps qui suivent, il laisse couler le sang par l'artère carotide, le reçoit dans des vases renouvelés toutes les cinq secondes, et procède à l'analyse de la quantité de peptone qu'il contient. Dans un cas, après avoir injecté à un chien 0,3 gr. de peptone par kilogr. de poids, il constata que le sang n'en renfermait plus 30 secondes après la fin de l'injection; dans un autre cas, il obtint une faible réaction du biuret après une minute, mais cinq minutes plus tard, il ne parvint plus à le déceler, même après concentration à un très petit volume.

Fano fait remarquer, comme Schmidt-Mülheim l'avait déjà fait, que cette disparition ne peut être attribuée à une élimination par les urines; trois heures après l'injection, la vessie était encore tout à fait vide, et l'animal avait été cathétérisé avant l'opération.

A cause de la rapidité de la disparition, il est porté à admettre une métamorphose de la peptone dans le sang, consistant soit en une transformation en albumine, soit en une combinaison avec un principe indéterminé. L'auteur a fait quelques essais pour trancher la question, mais, de son avis même, il n'est pas arrivé à des résultats à l'abri de toute objection.

En somme, il confirme la disparition rapide de la peptone dans le sang, et est enclin à la rapporter à une transformation au sein de ce liquide même, sans pourtant émettre sur ce point d'avis catégorique.

A la suite de ces travaux, la rapide métamorphose de la peptone dans le sang semblait devenue une vérité définitivement acquise, quand Fr. Hofmeister (1) fit paraître une série d'expériences tendant à renverser complétement les notions établies par Schmidt-Mülheim et par Fano.

D'après cet auteur, la peptone injectée dans le sang ne subit aucune modification, mais est éliminée comme telle par les reins, aussi bien si l'on opère avec de petites doses : 0,318 gr. de peptone pour un lapin de 1750 gr., que si l'on en administre de fortes : jusqu'à 10 gr. pour un chien de 10 kilogr. Comme Schmidt-Mülheim et Fano l'ont avancé, la peptone disparaît rapidement dans le sang, mais elle va s'accumuler dans les reins, et est entraînée ensuite au dehors par la sécrétion urinaire, de sorte qu'au

(1) Fr Hofmeister : Zur Lehre vom Pepton, III : Ueber das Schicksal des Peptons im Blute; Zeitschr. f. physiol. Chemie, B. V, 1881

bout de 2 ou 3 jours la plus grande partie est éliminée par les urines. Le dosage par la méthode colorimétrique permet d'y retrouver dans certains cas jusqu'à 84 o/o de la quantité injectée. En moyenne, les urines en renferment les trois quarts. Le reste se déverse probablement dans l'intestin, ou va se déposer dans la rate. La rapidité de l'introduction dans le sang n'est pas la cause de cette abondante élimination; en effet, si on injecte de petites doses de peptone dans le tissu conjonctif sous-cutané, la proportion qui se montre dans les urines est presque aussi considérable.

Hofmeister conclut que la peptone introduite directement dans le sang ne peut être assimilée ou modifiée par l'organisme; c'est un corps étranger, bien plus un poison, dont il tache de se débarrasser au plus vite.

Cette opinion fut admise également par R. Neumeister (1). En reprenant les expériences de Hofmeister, cet auteur avait surtout en vue d'étudier le sort des différentes albumoses et peptones qui, d'après Kühne et Chittenden, se formeraient dans la digestion gastrique, ainsi que celui de la peptone dérivant de la digestion pancréatique, produit dont Schmidt-Mülheim et Fano ne s'étaient pas occupés.

Ses premières expériences furent faites sur des lapins. Il observa que les albumoses primaires ainsi que les deutero-albumoses introduites directement dans le sang s'échappaient par les urines, exactement comme les peptones, sans subir de modification. Il n'a malheureusement pas fait le dosage de la quantité éliminée, et son affirmation se base uniquement sur la réaction du biuret fournie par les urines, réaction qu'il trouva intense.

Chez le chien, les diverses albumoses sont également éliminées, mais après avoir subi, en partie du moins, une transformation : les albumoses primaires seraient changées en deutero-albumoses, et ces dernières en peptones. Mais cette métamorphose ne se produit pas dans le sang. Elle constitue un phénomène secondaire, accidentel en quelque sorte, et s'opère dans les reins, grâce à un ferment pepsinique, dont l'existence est admise par Neumeister. Les peptones qui résultent de cette transformation, pas plus que celles qui sont injectées comme telles dans le sang, ne subissent aucun changement ultérieur; de sorte qu'au fond le résultat est le même que chez les lapins, c'est-à-dire que les substances injectées ne sont pas utilisées,

(1) R. Neumeister : Ueber die Einführung der Albumosen und Peptone in den Organismus; Zeitschr. f Biologie, B XXIV, 1888.

mais expulsées comme des corps inutiles. Il n'y a qu'une partie qui échappe à cette élimination par les reins, celle qui est portée par le sang au tube digestif et qui transsude dans la cavité de l'intestin. Cette dernière, au même titre que la peptone dérivant des substances alimentaires, est susceptible d'être résorbée et, en traversant la muqueuse intestinale, elle subit les transformations qui la rendent apte à rester dans l'organisme et à servir d'aliment.

Dans un nouveau travail paru il y a quelques mois, NEUMEISTER (1) continue à défendre les mêmes idées. Pour lui, ni les albumoses, ni les peptones injectées dans le sang, même en très petites quantités, ne peuvent être l'objet d'aucune transformation ultérieure, progressive ou régressive; bien entendu en faisant abstraction de la partie qui se déverse dans l'intestin. Pour pouvoir être employées par l'organisme, elles doivent traverser la muqueuse digestive, où elles retournent à l'état d'albumine. Telle était, nous l'avons vu, l'opinion de SALVIOLI, dont nous avons rappelé l'expérience à ce sujet. Cette expérience fut refaite un grand nombre de fois, avec certaines modifications par NEUMEISTER. Au lieu d'enfermer les peptones dans une anse excisée, il coupe l'intestin, préalablement ouvert et bien lavé, en courts segments, qu'il plonge aussi frais que possible dans du sang défibriné et additionné d'un peu de peptone. Il opère ainsi sur le brochet, le pigeon, le chien et le lapin, et, pour ces trois derniers animaux, il maintient le sang à la température du corps. Or, il constate qu'après 1 1/2 h. à 2 h. de contact la peptone a complétement disparu; on n'en retrouve plus de traces ni dans le sang, ni dans l'épaisseur de l'intestin. Comme, d'un autre côté, il n'a jamais trouvé de peptone dans le sang de la veine-porte, même en se plaçant dans les conditions les plus favorables, il conclut que les peptones se reconstituent entièrement dans la muqueuse intestinale en albumines, et que c'est grâce à leur passage à travers cette muqueuse qu'elles deviennent assimilables.

En résumé, la plus grande contradiction règne sur le sort des peptones injectées directement dans le sang. C'est à peine si les auteurs sont d'accord sur un point : celui de leur disparition rapide. Sur tous les autres, on ne perçoit que des voix discordantes. On entend affirmer à la fois, au nom de l'expérience, d'un côté que les peptones sont assimilées complétement ou

(1) R. NEUMEISTER : Zur Physiologie der Eiweissresorption und zur Lehre von den Peptonen; Zeitschr. f. Biol., B. XXVII, 1890.

quasi complétement, de l'autre qu'elles sont incapables de servir à l'assimilation et qu'elles sont expulsées le plus vite possible, comme des produits inutiles, qualifiés même de poisons.

RECHERCHES PERSONNELLES.

Disons d'abord quelques mots de la peptone que nous avons employée, car, en un sujet aussi controversé, il est bon de spécifier les matériaux dont on a fait usage.

Nous nous sommes servis de la peptone Cornélis, ainsi appelée du pharmacien de Diest qui la fabriqua le premier. C'est un produit qui, malgré ses qualités, paraît peu connu à l'étranger.

Il constitue une poudre blanche, très légère et soluble en toute proportion dans l'eau, d'où l'alcool la reprécipite.

Ses solutions jaunissent par l'acide azotique, surtout à chaud, mais ne donnent pas le moindre précipité.

Saturées en solution neutre par le sel gemme ou le sulfate ammonique, elles fournissent un trouble léger. Si l'on filtre la solution saturée par le chlorure de sodium et qu'on l'acidifie par l'acide acétique, il se produit de nouveau un trouble léger.

Par l'acide acétique et le ferrocyanure de potassium, on n'obtient qu'une opalescence légère, même après plusieurs heures.

Par contre, on obtient des précipités abondants par l'acide phosphotungstique.

Le produit Cornélis est donc surtout composé de peptones, avec des traces de propeptones. Il renferme aussi des traces de leucine; nous nous en sommes assurés en précipitant une solution concentrée par l'alcool, et en examinant au microscope le résidu laissé par l'évaporation du filtrat.

Enfin, M. le professeur Theunis eut la bonté de doser la quantité d'eau, de cendres et d'azote de notre peptone. Il trouva :

Eau	6,10 o/o
Cendres . . .	5,50 o/o
Azote total (1) . .	13,58 o/o

En résumé, cette peptone constitue une excellente préparation, beaucoup plus pure que les autres produits similaires du commerce. Aussi nous avons renoncé à la purifier et nous l'avons employée telle qu'elle est fournie par le fabricant.

(1) C'est-à-dire l'azote contenu dans la peptone prise comme telle, l'eau et les cendres n'étant pas décomptées.

I. Élimination de la peptone par les urines après injection dans le sang.

Nos premières expériences ont eu pour but de doser la quantité qui s'élimine par les urines.

D'après une expérience de SCHMIDT-MÜLHEIM, elle ne paraîtrait pas dans les urines; d'après HOFMEISTER, on en retrouverait jusqu'à 84 o/o de la masse injectée. NEUMEISTER ne donne pas de chiffres, mais, d'après lui aussi, la proportion passant dans les urines serait très forte.

Nos expériences ont été faites sur des chiens. La peptone dissoute dans de l'eau salée physiologique a été introduite lentement par une veine jugulaire ou par une veine des pattes postérieures.

Il va de soi que la caisse, dans laquelle l'animal était placé pour qu'on pût recueillir ses urines, était tenue avec toute la propreté désirable.

Pour éliminer des urines tous les composés autres que les peptones, qui auraient pu donner la réaction du biuret, nous avons suivi le procédé d'HOFMEISTER à l'acétate de sodium et au perchlorure de fer (1), ou bien, et ce fut le cas ordinaire, le procédé au sulfate d'ammonium.

Dans ce dernier cas, nous prenions une quantité déterminée d'urines et nous l'agitions avec des cristaux de sulfate ammonique jusqu'à ce qu'il ne s'en dissolvât plus. Tantôt nous laissions la saturation s'opérer à la température de la chambre, d'autres fois nous la favorisions par une douce chaleur.

Cette opération produit dans les urines un précipité peu abondant, qui fut éloigné par filtration. Nous éliminions de la sorte les substances albuminoïdes qui se trouvent normalement dans les urines et qui donnent également la réaction du biuret. Quelques morceaux de soude caustique étaient ensuite introduits dans la solution. Nous avons préféré ajouter l'alcali solide, plutôt que de nous servir d'une solution même concentrée, qui a l'inconvénient de diluer les urines. En effet, la réaction du biuret pour réussir dans les solutions riches en sel ammoniacal, exige l'addition de fortes quantités de soude ou de potasse caustique; aussi longtemps que toute l'ammoniaque n'est pas mise en liberté, il n'y a pas d'alcali libre et partant on ne peut obtenir la réaction. Nous ajoutions donc assez de soude caustique en bâtons à l'urine recueillie dans un large tube à essai, afin de déplacer toute l'ammoniaque. Avec un peu d'habitude, la quantité nécessaire s'évalue facilement. Un excès ne nuit du reste pas.

(1) FR. HOFMEISTER : Ueber ein Verfahren zur völligen Abscheidung des Eiweisses aus thierischen Flüssigkeiten; Zeitschr. f. phys. Chemie, B. II, 1878.

A peine les morceaux de soude caustique arrivent-ils dans la solution, que le dégagement d'ammoniaque commence. Quand il est trop violent et menace d'expulser une partie du liquide, on refroidit le tube au moyen d'eau froide. La réaction étant achevée, on remarque au fond du tube un abondant précipité de cristaux de sulfate de sodium, qu'on sépare par filtration. Ces cristaux emprisonnant une certaine quantité de la solution, on les soumet à un lavage au moyen de petites portions d'une solution concentrée de soude, et on continue le lavage jusqu'à ce que le liquide qui s'écoule ait perdu sa teinte jaune et soit devenu incolore. On est sûr alors d'avoir recueilli toute l'urine soumise à l'opération. On mesure de nouveau et on procède au dosage.

Nous avons fait ce dosage au moyen de la méthode colorimétrique, mais au lieu de nous servir, comme HOFMEISTER, de récipients à parois parallèles, nous nous sommes contentés de tubes à essai de même diamètre.

La principale précaution à prendre est d'employer comme terme de comparaison une solution de peptone présentant la même nuance que celle de l'urine à doser. HOFMEISTER se servait de solutions aqueuses colorées en jaune par l'acide picrique, la tropéoline ou d'autres matières colorantes de la même nuance. Nous avons trouvé plus simple de nous servir d'urine humaine, dont nous renforcions au besoin la teinte en la faisant bouillir avec un peu de glucose et de soude caustique. Nous obtenions ainsi des solutions présentant exactement la même nuance que les urines de chien.

Nous commencions d'abord par verser dans un tube une quantité déterminée, 5 cc. par exemple, de l'urine de chien à analyser et traitée par le sulfate ammonique et la soude caustique et nous y laissions tomber quelques gouttes d'une solution de sulfate de cuivre à 2 o/o. La promptitude et l'intensité avec lesquelles se produisait la réaction du biuret nous indiquait approximativement la teneur en peptone. Supposons que cette dernière était évaluée à 1 o/oo; immédiatement nous remplissions plusieurs tubes avec de l'urine humaine de même nuance, et nous lui ajoutions quelques gouttes d'une solution concentrée et de titre connu de peptone. La quantité ajoutée variait de tube à tube, mais sans s'écarter beaucoup du chiffre de 1 o/oo, nous avions par exemple des tubes renfermant 1/2 o/oo, 3/4 o/oo, 1 o/oo, 1 1/2 o/oo, etc.... Déterminant alors dans ces derniers la réaction du biuret au moyen du même nombre de gouttes de sulfate de cuivre employé pour l'urine de chien, nous recherchions quel était le tube où la réaction se produirait avec la même intensité et nous pouvions calculer la richesse en peptone de l'urine de chien.

Ajoutons encore que la solution de peptone servant à préparer les tubes de comparaison était faite en pesant les peptones comme telles, sans les dessécher et sans décompter les cendres.

Quelques-uns trouveront peut-être ces détails un peu longs, mais nous avons tenu à les fournir aussi complets que possible, afin de dissiper les doutes qui pourraient surgir plus bas sur l'excellence de notre méthode.

Première expérience.

A un chien de 4500 gr., on injecte par une veine d'une patte postérieure, en cinq minutes de temps, 1,34 gr. de peptone dissoute dans 30 cc. d'eau. Le lendemain le chien n'a pas encore uriné, mais le surlendemain matin nous trouvons 140 cc. d'urines, renfermant 0,140 de peptones.

Le même jour, le chien fournit de nouvelles urines donnant une réaction de biuret négative.

La quantité totale de peptone éliminée par les urines est de 0,14 gr., c'est-à-dire 10,4 o/o de la masse totale injectée.

Hofmeister, en opérant avec des doses voisines, retrouvait jusqu'à 75 o/o; la différence est donc considérable.

Deuxième expérience.

A un chien de 6200 gr., nous injectons par la veine jugulaire 10 gr. de peptone dissoute dans 40 cc. d'eau salée physiologique. L'opération dure une demi-heure. Le tableau suivant donne les résultats :

DATE	REMARQUES	QUANTITÉ DE PEPTONE
23 avril	Injection de 10 gr. de peptone	
24 »	20 cc. d'urines	0,05
25 »	pas d'urines	
26 »	190 cc. »	0,20
27 »	120 cc. »	0,18
28 »	210 cc. »	0,00
29 »	325 cc. »	0,00
		0,43

Ainsi des dix gr. injectés, 43 centigr., c'est-à-dire moins d'un demi-gramme, ont apparu dans les urines. La proportion est de 4,3 o/o, c'est-

à-dire plus faible encore que dans l'expérience précédente. L'élimination a duré quatre jours; les deux derniers jours de l'observation les urines ne renfermaient plus de peptone.

Troisième expérience.

Elle comprend 6 injections de peptone dissoute dans l'eau salée physiologique, faites à un même chien du poids de 5700 gr.

DATE	PEPTONE INJECTÉE	QUANTITÉ D'URINE	PEPTONE RETROUVÉE
2 juillet	**10** gr.	0	
3 » 11 h. du matin	**10** »	37	0,11
9 h. du soir	**5** »	30	0,42
4 »		50	0,22
5 »			
6 » 8 h. du matin		200	réaction douteuse
9 »	**18** »		
7 » 8 »		200	2,00
8 » 8 »		55	0,05
10 »	**32** »	32	0,035
9 »		0	
10 » 8 »		180	0,25
10 »		170	traces
10,15 »	**50** »	50	0,10
6 »		125	3,75
11 »		68	0,54
12 »		189	réaction douteuse
13 »		quantité non mesurée	0
	125 gr.		7,475 gr.

Le poids total de la peptone injectée est de 125 gr.; le poids de la peptone retrouvée dans les urines, de 7,47 gr., soit 5,97 o/o de la quantité introduite dans le sang.

En résumant nos trois expériences, nous obtenons le tableau suivant :

PEPTONE INJECTÉE	PEPTONE RETROUVÉE	PROPORTION ÉLIMINÉE
1re expérience 1,34 gr.	0,140 gr.	10,4 o/o
2me » 10 »	0,43 »	4,3 o/o
3me » 125 »	7,47 »	5,97 o/o

Ces chiffres sont donc bien différents de ceux obtenus par HOFMEISTER. D'après cet auteur, les trois quarts environ de la peptone injectée, quelquefois davantage, sont éliminés par les urines; d'après NEUMEISTER, qui, à la vérité, ne fit jamais de dosage, mais se contenta de porter un jugement d'après l'intensité de la réaction du biuret, la plus grande partie serait également expulsée par la sécrétion urinaire. Dans nos expériences, au contraire, il n'y a qu'une petite portion qui sort par la voie rénale. Si nous prenons la moyenne de nos trois chiffres, elle n'est que de 6,89 o/o, c'est-à-dire inférieure à la quinzième partie de la masse introduite dans le sang.

En présence de résultats aussi peu en harmonie, nous nous sommes demandé si notre peptone ne s'était pas accumulée dans le corps, et spécialement dans les reins.

II. Recherche de la peptone dans les organes.

Nous avons tué le 13 juillet le chien qui avait reçu 125 gr. de peptone dans le sang, et nous avons analysé un de ses reins, mais nous avons obtenu une réaction du biuret absolument négative.

Les organes du chien qui a reçu 10 gr. de peptone et qui en a laissé échapper 0,43 gr. par les urines, ont été analysés plus complétement. L'animal fut tué le 29 juillet, alors que ses urines ne renfermaient plus de peptone depuis deux jours. L'analyse porta sur le foie, la rate, un rein, un poumon, le cerveau, le cœur et les muscles. Or, avec aucun de ses organes, il ne fut possible d'obtenir la réaction du biuret.

Nous avons en outre fait les analyses suivantes :

Un chien de taille moyenne reçoit dans la veine jugulaire 10 gr. de peptone dissoute dans 25 gr. d'eau salée. L'injection dure 30 minutes. Une heure plus tard, nous tuons le chien, et nous trouvons par la méthode au sulfate d'ammonium :

Pour le sang .... une réaction négative.
» la rate id.
» le foie id.
» un rein une réaction légère.

Un autre chien, de même taille, reçoit en 15 minutes 10 gr. de peptone dans 30 cc. d'eau salée. Il meurt pendant la nuit. Le lendemain, nous trouvons :

Pour la rate .... une réaction négative.
» le foie id.
Dans un rein 0,01 gr. de peptone.

Un troisième chien reçoit, vers 2 h. 30, 8 gr. de peptone, à 5 heures, 5 autres grammes, en tout par conséquent 13 grammes. Il est tué une heure après la dernière injection. La réaction fut négative pour tous les organes examinés : foie, rate et reins, ainsi que pour le sang.

Ces analyses nous apprennent que notre peptone ne s'accumule pas dans les organes. Les deux premières surtout sont intéressantes à ce point de vue, car elles portent sur des organes d'animaux chez lesquels nous avons étudié l'excrétion des peptones pendant la vie. Deux fois seulement nous avons obtenu une réaction avec les reins; dans un des cas, le dosage ne fut pas fait; dans l'autre, il aboutit à la constatation dans un rein de 0,01 gr. de peptone qui fait 0,2 en tout pour les deux.

Ces résultats du reste concordent parfaitement avec ceux obtenus par Schmidt-Mülheim et par Fano, quand ils recherchèrent la peptone dans les différents viscères, après l'avoir injectée dans le sang.

Nous avons vu plus haut que Hofmeister et Neumeister se basaient sur la grande quantité de peptones passant dans les urines, pour déclarer que ce corps introduit par le sang était incapable d'assimilation. La petite quantité que nous y trouvons, nous autorise-t-elle à la même conclusion?

Assurément non. Car ranger une substance parmi les corps inutiles, par cela seul qu'étant introduite directement dans le sang elle s'échappe en partie par les urines, serait contraire à de nombreux faits physiologiques. Dans ce cas, il faudrait refuser au glucose même la qualité d'aliment; en effet lorsqu'on l'introduit en quantité un peu considérable dans le sang, il s'échappe par les urines, et, d'après la plupart des physiologistes, il constituerait même un produit normal de cette sécrétion. Dira-t-on que ce corps n'a pas les qualités nécessaires pour servir à la nutrition? On sait trop bien que beaucoup de produits qui constituent d'excellentes matières alimentaires, ou même appartiennent aux principes les plus indispensables de la vie, ne sont tolérés dans le sang qu'en certaine proportion. Dès que cette proportion est dépassée, ils sont éliminés de l'organisme; quelques-uns le sont même déjà, en vertu des lois de l'osmose, quelque soit leur degré de dilution. Pourquoi la peptone échapperait-elle à cette loi, elle qui se distingue précisément des substances albuminoïdes par son pouvoir de dialyser?

Il est du reste facile de démontrer que la peptone, éliminée par les urines, n'est pas rejetée parce qu'elle est inutile, mais uniquement parce qu'à un moment donné le sang s'en trouve chargé en forte proportion. Il

suffit pour cela de mettre les reins hors de fonction. Si l'élimination est la conséquence d'une surcharge passagère, la peptone devra disparaître même quand son élimination par les urines est totalement supprimée.

III. Injection de peptone après ligature du hile des deux reins.

A un chien de 2500 gr., anesthésié par le chloroforme, nous ouvrons largement le ventre, nous énucléons les reins par leur bord convexe de façon à ce qu'ils ne tiennent plus que par les vaisseaux et l'uretère, et nous jetons sur ceux-ci une double ligature, serrée aussi fortement que possible. Les intestins sont alors replacés dans l'abdomen et celui-ci est suturé. Nous injectons ensuite, par l'artère crurale, 15 gr. de peptone. Trois heures plus tard, l'animal est tué. Son sang est recueilli, et par une injection de bleu de Prusse dans l'aorte nous nous assurons que les vaisseaux des reins sont restés définitivement imperméables. Or, le sang traité par le sulfate ammonique donna une réaction absolument négative.

IV. Injection après ligature des vaisseaux du tube digestif.

On pourrait nous objecter que la peptone s'est déversée dans l'intestin et que, pour ce motif, il nous a été impossible de la retrouver dans le sang. L'élimination par cette voie est admise par Hofmeister et par Neumeister pour une petite partie de la quantité injectée; mais il est facile de montrer que si l'on empêche les peptones d'entrer en contact avec la muqueuse digestive, elles disparaissent également.

Exciser la muqueuse digestive est une opération qui n'est guère praticable; on parvient au même résultat en liant tous les vaisseaux qui se rendent à l'estomac et à l'intestin. Nous avons procédé comme il suit. Après avoir ouvert largement le ventre, nous plaçons une première ligature sur l'œsophage un peu au-dessus du cardia, et une seconde sur le rectum, aussi bas que possible. De cette façon nous empêchons l'arrivée du sang par les deux extrémités du tractus gastro-intestinal. Il suffirait à présent de passer l'extrémité d'un cordon assez fort derrière la petite courbure de l'estomac, à côté et à droite du cardia, de l'introduire ensuite dans l'ouverture pratiquée derrière le rectum pour la deuxième ligature, et de le serrer fortement sur les attaches du tube digestif avec la paroi postérieure de la cavité abdominale, pour suspendre complétement la circulation. Mais nous avons pensé qu'en plaçant une ligature unique on produirait, surtout du côté du foie,

des tiraillements nuisibles; nous avons préféré placer deux ligatures, l'une s'étendant depuis le cardia jusque derrière le duodénum, et comprenant les vaisseaux qui se rendent au foie, l'autre englobant toute la racine du mésentère et du mésocolon.

De cette façon nous suspendons absolument toute circulation dans l'estomac, l'intestin grêle, le gros intestin, le pancréas et la rate, et nous éliminons de fait tout le tube gastro-intestinal et deux viscères importants. L'œsophage, à la vérité, reste en relation circulatoire avec le reste du corps, mais, comme on le sait, il a un épithélium stratifié et kératinisé, uniquement doué de propriétés protectrices et ne jouant aucun rôle dans la digestion proprement dite. Cet épithélium est identique à celui de la peau, et nous n'avons pas à en tenir compte.

Après nous être assurés que les ligatures, posées généralement en double, englobaient toutes les attaches du tube digestif, nous fermions le ventre et nous injections par l'anus dans le rectum une solution concentrée de perchlorure de fer, dans le but de cautériser la muqueuse qui dépassait la ligature et de supprimer ainsi les dernières cellules épithéliales en rapport avec la circulation.

Première expérience. A un chien de 4800 gr., chloroformé et traité comme nous venons de le décrire, nous injectons par la veine jugulaire en 4 1/2 minutes 12,5 gr. de peptone, dissous dans 25 cc. d'eau salée physiologique.

3 1/2 minutes après la fin de l'injection, nous recueillons par une carotide 17 cc. de sang et nous y trouvons 0,035 gr. de peptone. En évaluant la masse totale du sang à 300 gr., ce dernier ne renfermait plus que 0,617 gr. des 12,5 gr. de peptone injectés.

16 minutes plus tard, c'est-à-dire 19 1/2 minutes après la fin de l'injection, nous prenons de nouveau une portion de sang, et nous constatons l'absence complète de toute réaction du biuret. Les peptones avaient disparu totalement.

Nous tuons l'animal, nous injectons du bleu de Prusse dans l'aorte et nous constatons que toutes les parties ligaturées conservent leur couleur naturelle. Ni l'estomac, ni l'intestin, ni la rate, ni le pancréas ne présentent de taches ou de dessins bleus. La partie de la muqueuse rectale, cautérisée par le perchlorure de fer, est jaunâtre et d'une consistance de cuir, tandis que la musculature sous-jacente a une consistance normale et est bleue. De plus, la circulation dans le foie a dû être arrêtée complétement,

car il ne présente que quelques noyaux bleus, et la matière colorante semble être venue par régurgitation de la veine-cave par l'intermédiaire des veines sus-hépatiques. La vessie est vide.

Nos ligatures avaient donc parfaitement atteint leur but.

V. Injection après ligature simultanée du tube gastro-intestinal et des reins.

Dans l'expérience précédente, la circulation avait été maintenue dans les reins, mais il n'est guère admissible que ces organes aient accaparé les 12,5 gr. de peptone. C'est pourtant la conclusion à laquelle doivent arriver les adversaires d'une transformation de la peptone à l'intérieur du corps, car, la vessie ayant été trouvée vide, ils ne peuvent pas invoquer l'élimination par la sécrétion urinaire.

Mais il est facile de mettre à néant cette dernière hypothèse en liant à la fois les vaisseaux des deux reins et ceux du tube digestif, c'est-à-dire en combinant les opérations faites séparément dans les deux expériences précédentes.

Nous anesthésions un chien de 4500 gr., nous le soumettons à cette double opération et, par surcroît de prudence, nous poussons dans le rectum une solution de perchlorure de fer. Par le bout périphérique de l'artère radiale gauche, nous injectons très lentement 20 gr. de peptone, dissous dans 20 cc. d'eau salée physiologique. L'opération fut achevée en 25 min., et le chien succomba 50 minutes plus tard.

Nous commençons par jeter une ligature sur l'aorte thoracique afin d'empêcher le bleu de Prusse de pénétrer dans le cœur où nous voulons prendre le sang pour l'analyse, et nous injectons par l'aorte abdominale, près de sa bifurcation, plusieurs seringues de masse à injection. Tandis que les parois abdominales deviennent franchement bleues, l'estomac, l'intestin, la rate, le pancréas, les deux reins et même le foie conservent leur couleur naturelle; aucun de leurs vaisseaux ne bleuit.

Nos ligatures ont produit l'effet désiré. Nous enlevons le sang du cœur; il est déjà coagulé. Après l'avoir trituré finement avec du sable, nous constatons qu'il ne donne pas la moindre réaction du biuret.

La musculature de la patte antérieure gauche présentait plusieurs noyaux hémorrhagiques de la grosseur d'un pois. Traitée par la méthode d'Hofmeister, elle fournit un peu moins de 2 o/o de son poids de peptone; mais la musculature prise à une patte postérieure donna une réaction

absolument négative. On doit conclure de l'absence de peptone dans cette dernière, que la peptone trouvée dans la patte antérieure provient d'une stagnation consécutive soit à une extravasation par suite de rupture de certains petits vaisseaux (noyaux hémorrhagiques), soit aux troubles apportés à la circulation dans la patte antérieure gauche par la ligature de l'artère axillaire. Ces troubles doivent être considérables, si l'on songe que l'introduction directe de la peptone dans le sang produit un abaissement énorme de la pression sanguine.

Dans la peau du membre antérieur gauche nous trouvâmes également de la peptone, mais en quantité beaucoup moindre; elle était de 1/2 o/o seulement de son poids, et il n'est pas douteux que cette proportion soit plus faible dans les os. Mais même en attribuant la teneur des muscles en peptone à tout le membre, os, musculature et téguments compris, la quantité disparue est encore considérable. En effet, le poids du membre étant de 190 gr. en chiffres ronds, il renfermerait tout au plus 4 gr. de peptone, c'est-à-dire la cinquième partie seulement de la quantité injectée; encore ce chiffre est-il certainement beaucoup trop fort.

L'*expérience* suivante, conduite de la même façon, est encore plus décisive. 18 gr. de peptone furent injectés par la radiale gauche en 30 minutes de temps à un chien de 5200 gr. Cinq quarts d'heure plus tard, l'animal, ne présentant aucun signe de mort imminente, fut tué et soumis à une injection de bleu de Prusse qui démontra l'imperméabilité parfaite des organes liés. Dans le foie apparurent quelques noyaux bleus, paraissant dûs à un reflux par les veines sus-hépatiques.

Le sang donna une réaction négative, ainsi que les muscles de la patte antérieure droite; mais ceux de la patte gauche fournirent un peu de peptone, beaucoup moins à la vérité que dans l'expérience précédente, à peine 3 o/oo de leur poids, au lieu de 2 o/o : ce qui s'explique sans doute par l'absence de ruptures vasculaires, car la musculature ne présentait pas d'extravasations, et aussi par le massage auquel la patte avait été soumise à plusieurs reprises.

Si nous appliquons la proportion de 3 o/oo trouvée pour les muscles à toute la patte antérieure, nous trouvons que celle-ci renfermait 0,6 gr. de peptone, c'est-à-dire la trentième partie de la masse injectée.

Nous sommes persuadés qu'en faisant, après l'injection de la peptone, une injection d'eau salée pour balayer le réseau vasculaire, on arriverait à ne plus trouver de peptone dans la patte servant à l'injection.

Nous résumons ces trois dernières expériences dans le tableau suivant :

OPÉRATION SUBIE	POIDS DU CHIEN	PEPTONE INJECTÉE	RÉACTION DU BIURET DANS		
			LE SANG	LA MUSCULATURE DE LA PATTE INJECTÉE	LA MUSCULATURE PRISE AILLEURS
Ligature du tube digestif seul	4,800 k.	12,5 gr.	négative		
Ligature des deux reins et du tube digestif	4,500 k.	20 gr.	id.	2 o/o de peptone	négative
Id.	5,200 k.	18 gr.	id.	3 o/oo de peptone	négative

Ces expériences prouvent à toute évidence que la peptone introduite directement dans le sang disparaît au bout de peu de temps, même quand toute issue lui est fermée à la fois du côté des reins, de l'estomac, de l'intestin, de la rate et du pancréas.

Il est curieux de savoir si la mise hors de fonction des reins et de la muqueuse digestive exerce un retard sur la rapidité de la disparition. Nous avons recueilli trois faits qui sont de nature à nous instruire sur ce point.

Le premier se rapporte à un chien de 5 kilogr., auquel nous avions ligaturé le tube digestif, et qui reçut 12 gr. de peptone. Il mourut 5 minutes après l'injection, qui avait été poussée assez rapidement. Dans 10 cc. de sang nous trouvâmes 0,08 gr. de peptone, ce qui, pour la masse totale du sang, fait 2,49 gr. Les muscles donnèrent une réaction négative.

Le second fait a trait à un chien de 3,6 kilogr., ayant subi également la ligature du tube gastro-intestinal. Il reçut en injection, dans un laps de temps de 16 minutes, 10 gr. de peptone. Après 15 minutes, nous saignons l'animal et nous trouvons que son sang renferme en tout 0,54 gr. de peptone, soit environ la vingtième partie de la quantité introduite.

Le troisième fait se rapporte à l'expérience relatée à la page 425, où nous recueillîmes du sang 3 1/2 minutes après l'injection de 12,5 gr. de peptone, et où nous pûmes constater qu'à ce moment le sang n'en renfermait plus que 0,61 gr.; 17 minutes plus tard il n'en renfermait plus de traces.

Tous ces chiffres concordent très bien avec ceux trouvés par SCHMIDT-MÜLHEIM sur des animaux dont le territoire vasculaire était intact; ils montrent qu'il n'y a pas de ralentissement sensible dans la disparition des peptones, lorsque d'importants viscères sont éliminés de la circulation.

Puisque la peptone disparaît sans laisser de traces, il faut bien qu'elle subisse dans l'organisme une transformation qui la soustrait aux procédés employés pour mettre les peptones en évidence.

Deux hypothèses se présentent. Ou bien elle est directement décomposée en principes plus simples, et ne sert pas à l'alimentation; ou bien elle est assimilée et utilisée, au même titre que les peptones absorbées par la muqueuse digestive.

Nous ne pensons pas que la peptone soit directement décomposée. Car, de même que NEUMEISTER, nous avons vainement cherché dans les urines certains produits que l'on eut été en droit d'y retrouver, à savoir la leucine et la tyrosine. Nous avons fréquemment examiné à ce point de vue les urines au microscope, entre autres celles provenant du chien qui avait reçu, à quelques jours d'intervalle, 18, 32 et 50 gr. de peptone, et jamais nous n'avons pu y constater la présence des cristaux caractéristiques pour ces deux substances.

Un autre fait milite également contre cette décomposition immédiate. Il a été mentionné par NEUMEISTER dans son second travail. Cet auteur ayant vu la peptone disparaître dans le sang quand il y immergeait des fragments d'intestin, a cherché à retrouver les produits qui auraient dû dériver de cette transformation, dans le cas où elle eut été purement regressive. Il put, à la vérité, déceler de minimes quantités de leucine, de tyrosine et de cryptophane, mais en proportion tout à fait insuffisante pour justifier l'hypothèse en question.

Aussi croyons-nous que la peptone injectée peut servir à la nutrition.

En tout cas, il est bien certain que la peptone se transforme. Mais où faut-il placer le siége de cette métamorphose?

Il est tout naturel de penser en premier lieu au sang; mais, comme nous l'avons vu dans l'exposé historique, SCHMIDT-MÜLHEIM ne parvint jamais à constater une diminution de la peptone ajoutée au sang sorti des vaisseaux, même quand il le faisait jaillir directement dans une solution de cette substance. Ce fait fut confirmé par une expérience de SALVIOLI, que nous avons également rapportée. Enfin, nous pouvons ajouter que l'un de nous a fait, il y a deux années, avec DE MARBAIX, des expériences tout à fait confirmatives de celles de SCHMIDT-MÜLHEIM et de SALVIOLI.

Nous avions trouvé(1) que du sang de chien additionné de chloroforme

(1) J. DENYS & H. DEMARBAIX : Sur les peptonisations provoquées par le chloroforme et quelques autres substances; La Cellule, t. V, 2e fascicule, 1889.

subit une véritable digestion donnant naissance, entre autres produits, à de la peptone; par contre, dans le sang d'autres espèces, du bœuf par exemple, nous n'avions jamais pu mettre en évidence la moindre trace de peptone. Nous nous sommes demandé alors si, dans le sang de bœuf, la peptone formée ne se reconstituait pas au fur et à mesure de sa production, en d'autres mots, si ce sang n'avait pas la propriété de transformer la peptone en albumine. Nous fîmes sur ce sujet d'assez nombreuses expériences, en ajoutant à du sang défibriné de bœuf de petites quantités de peptones, et en faisant l'analyse après quelque temps, mais nous ne pûmes jamais nous convaincre que la peptone avait sensiblement diminué.

Le sang extravasé est donc sans action appréciable sur les peptones. Il est assez remarquable que tous les observateurs soient d'accord sur ce point.

Mais le sang qui circule à l'intérieur des vaisseaux serait-il tout aussi impuissant?

Nous sommes entièrement disposés à le croire. Les seuls éléments formés du sang qui s'altèrent rapidement après sa sortie, sont les plaquettes. Mais, outre que leur fonction est encore très obscure, nous ne pensons pas qu'elles pourraient maîtriser en quelques minutes des quantités de peptone aussi considérables que celles qui ont été injectées.

Les autres éléments du sang, hématies et leucocytes, conservent leur vitalité pendant une période beaucoup plus longue que celle qui est nécessaire pour amener la disparition de la dernière trace de peptone. S'ils jouaient dans cet acte un rôle un peu important pendant qu'ils circulent, ce rôle serait certainement encore sensible après leur sortie des vaisseaux.

Quant au sérum, on peut le considérer comme étant tout à fait passif dans l'acte de la transformation de la peptone, car il représente, pour ainsi dire, la partie morte, inanimée du sang, et ses fonctions doivent certainement survivre beaucoup plus longtemps que celles des éléments formés du sang.

Il n'y a donc pas de raisons pour admettre que le sang en circulation se comporte autrement que le sang extravasé. C'est pourquoi il faut placer le pouvoir modificateur dans les tissus eux-mêmes. Mais dans quels tissus? Est-ce dans le tissu musculaire, les tissus conjonctifs, les glandes, etc.? Nous n'avons fait à ce sujet que fort peu d'expériences. Cependant, d'après les recherches exposées plus haut, nous savons que la transformation s'opère fort bien et sans retard sensible, quand les reins, le tube digestif, la rate et le pancréas sont éliminés en même temps, et nous pensons ne pas nous tromper en prétendant que le foie lui-même n'est pas nécessaire à cet acte. Car, après les

ligatures nombreuses posées par nous sur le tractus digestif des chiens, la circulation devait y être minimale, si pas abolie complétement, comme les injections consécutives de bleu de Prusse le prouvent d'une façon directe.

Nous l'avons déjà dit plus haut, NEUMEISTER a trouvé que la peptone disparaît au contact de fragments de foie et de rein de lapin, mais pas de chien, et cette transformation s'opère aussi bien avec du sang artériel qu'avec du sang débarrassé entièrement d'oxygène. Nous n'avons pas fait d'expériences de ce genre sur des organes du lapin, mais nous en avons fait deux sur des foies de chien. En voici une.

A un chien de 2800 gr., que nous venons de tuer, nous lions rapidement tous les vaisseaux du foie, nous l'excisons, nous injectons par la veine porte 4 gr. de peptone dissous dans un peu d'eau et nous posons une ligature pour empêcher le reflux du liquide. Nous constatons que celui-ci ne s'écoule d'aucun côté; nous portons l'organe dans la couveuse, couché dans une capsule. Trois heures et demie plus tard, nous le retirons et nous constatons qu'il a laissé sourdre une petite quantité de liquide sanguinolent, renfermant 0,65 gr. de peptone. Dans le foie lui-même, nous en trouvons 0,32 gr. En tout 0,97 gr. : c'est-à-dire moins du quart de la masse injectée, et encore faut-il tenir compte que la plus grande partie a été retrouvée dans un liquide exsudé par le foie, et qui a par conséquent échappé à son action.

Notre deuxième expérience donna des résultats analogues; aussi ne comprenons-nous pas comment NEUMEISTER est arrivé pour le chien à des résultats tout différents. Ceux-ci sont d'autant plus sujets à caution que l'auteur est arrivé à une conclusion contraire pour le foie du lapin. Nous pensons que pour admettre une telle différence entre les foies de deux espèces aussi rapprochées, et entre deux organes dont les fonctions paraissent si uniformes chez tous les vertébrés, il faudrait des expériences plus nombreuses que celles faites par NEUMEISTER.

Quant à nous, nous sommes pleinement disposés à croire que toute cellule vivante peut transformer la peptone, et que la disparition de cette substance injectée dans le sang est une conséquence de l'activité de tous les tissus, quels qu'ils soient.

VI. Explication des résultats contraires obtenus par Hofmeister et Neumeister.

Nous nous sommes demandé longtemps quelle pourrait bien être la raison pour laquelle HOFMEISTER et NEUMEISTER ont retrouvé dans les

urines de leurs animaux des quantités si considérables de peptone. Ce n'est que vers la fin de nos recherches que nous avons réussi à trouver une explication de leurs singulières affirmations, explication qui sera, croyons-nous, trouvée satisfaisante.

L'expérience qui nous a mis sur la voie de cette explication est la suivante : Les doses introduites par HOFMEISTER étant en général beaucoup plus faibles que les nôtres, nous nous étions demandé si, en employant les mêmes doses, nous n'obtiendrions pas des résultats plus conformes aux siens. Nous injectâmes donc à un chien d'environ 4 kilogr. 0,50 gr. de peptone. Le lendemain nous retrouvons dans ses urines 0,10 gr. de peptone, autant le surlendemain, et sensiblement autant le troisième jour; 60 o/o de la quantité introduite devait donc s'être éliminée par les urines.

Ce chiffre se rapproche beaucoup de ceux obtenus par HOFMEISTER, mais les résultats de l'expérience sont tout au moins singuliers. En effet, ils tendent à faire admettre que moins on injecte de peptone, plus il s'en élimine, et plus l'élimination se prolonge. Le troisième jour, nous en décelons à peu près autant que le premier, et si nous avions continué l'analyse les jours suivants, nous en aurions peut-être trouvé encore. Mais une nouvelle question se posait : les urines normales du chien ne fourniraient-elles pas la réaction du biuret?

C'est effectivement ce que nous avons trouvé.

Les urines de chiens tout à fait normaux, après avoir été débarrassées des albumines par l'acétate basique de fer ou par le sulfate ammonique, donnent très souvent la réaction du biuret, même sans aucune concentration préalable. Nous avons examiné à ce point de vue les urines de six chiens et cinq fois nous avons obtenu la réaction; elle est quelquefois très faible, il est vrai, et il faut alors un œil expérimenté pour la reconnaître, mais d'autres fois elle est assez forte pour que nous ne craignions pas d'affirmer qu'elle correspond à 1 o/oo de peptone. Quelques-unes de ces analyses ont été faites sur des animaux absolument normaux; dans un cas l'urine fut même recueillie directement dans la vessie, et elle donna une réaction positive. D'autres fois, elle provenait d'animaux présentant une plaie de peu d'étendue et qu'on pouvait considérer comme se trouvant en bonne santé. A ceux qui nous objecteraient que la peptone provenait peut-être de la plaie, nous répondrons que les animaux d'HOFMEISTER et de NEUMEISTER en présentaient également une; sans plaie, il n'eût pas été possible d'introduire la canule dans les vaisseaux.

Nous avons cru remarquer que la réaction était un peu plus forte dans les urines traitées par la méthode d'HOFMEISTER que dans celles traitées par le sulfate d'ammonium; il nous a semblé également que plus les urines étaient colorées, c'est-à-dire concentrées, mieux elles accusaient la réaction.

Nous laissons de côté la question de savoir si la réaction du biuret fournie par les urines normales est due à la peptone ou à un autre corps. La question pour nous n'a pas d'importance, il nous suffit de constater son existence.

En parcourant attentivement les chiffres donnés par HOFMEISTER, on constate que notre explication y trouve, pour ainsi dire, sa confirmation.

L'auteur divise ses expériences en deux catégories. La première comprend celle où il a employé des petites doses et des doses moyennes; la seconde, celle où il a eu recours à de fortes doses.

Nous faisons suivre ici le tableau des expériences de la première catégorie. Il comprend à la fois la quantité injectée et la quantité éliminée; cette dernière exprimée d'une façon absolue et d'une façon relative.

NUMÉRO D'ORDRE DES EXPÉRIENCES	ESPÈCE ANIMALE	QUANTITÉ INJECTÉE	QUANTITÉ RETROUVÉE DANS LES URINES	
			EN GR.	EN 0/0
	Injection dans la veine			
1	Lapin	0,318	0,267	84,0
2	»	0,636	0,520	82,0
			En moyenne	83,0
	Injection sous-cutanée			
3	Lapin	0,318	0,195	61,3
4	»	0,445	0,290	65,4
5	»	0,636	0,451	70,8
6	»	0,954	0,672	70,4
7	Chien	0,657	0,475	72,3
8	»	0,321	0,225	70,3
9	»	0,409	0,230	56,3
			En moyenne	66,7

Après injection dans la veine, la quantité moyenne éliminée par les urines est de 83 0/0, après injection sous-cutanée de 66,7 0/0.

Examinons à présent les chiffres obtenus après l'injection de fortes doses.

NUMÉRO D'ORDRE DES EXPÉRIENCES	ESPÈCE ANIMALE	QUANTITÉ INJECTÉE	QUANTITÉ RETROUVÉE DANS LES URINES	
			EN GR.	EN 0/0
Exp. XIII	Chien de 5800 gr.	4,68	1,508	32,2 0/0
Exp. XIV	Chien de 3030 gr.	3,168	0,669	21,1 0/0
			Moyenne	26,6 0/0

La moyenne éliminée est de 26,6, au lieu de 83 0/0 et de 66,7 0/0. Comment HOFMEISTER pourrait-il expliquer qu'en injectant de petites doses la quantité éliminée est beaucoup plus forte que quand il injecte de fortes doses? Ce fait est contraire à la loi qui régit l'élimination des corps inutilisables : toute proportion gardée, plus on en injecte, plus on en retrouve, les pertes se faisant sentir beaucoup plus vivement quand on opère sur de petites quantités que quand on agit sur de grandes. Le manque de concordance qui existe entre les chiffres des deux tableaux précédents ne proviendrait-il pas de ce que la réaction normale du biuret fait sentir son action, surtout quand il s'agit de faibles doses?

Le travail d'HOFMEISTER nous fournit du reste d'excellentes expériences venant appuyer notre thèse de l'assimilabilité de la peptone. Nous avons en vue ses expériences X, XI et XII (1).

La première se rapporte à une injection de 1,07 gr. de peptone à un chien de 6,9 kilogr. L'animal fut tué après 50 minutes. Dans le sang, pas de peptone; de même dans les quelques centimètres cubes d'urine trouvée dans la vessie. Les reins renferment 0,064 de cette substance, c'est-à-dire 6 0/0 de la masse injectée. Où sont les 94 0/0 restant?

L'expérience XI d'HOFMEISTER a trait à un chien de 10,5 kilogr., auquel il injecta, à de courts intervalles, 9,6 gr. de peptone. Il le tua environ une demi-heure après la fin de l'injection. Dans le cœur, les muscles, le foie et le cerveau, il ne trouva pas de peptone, mais dans le sang il en trouva 0,041 0/0, dans la rate, 0,011 gr., dans les deux reins, 0,271 gr. Qu'est devenu le reste? Que penser surtout dans ce cas de la puissance accumulatrice des reins, réduite ici à loger seulement 0,47 0/0 de la masse injectée?

(1) Il est à remarquer que ces trois expériences (X, XI et XII) constituent, avec les deux du tableau qui se trouve en haut de la page, toutes les observations d'HOFMEISTER sur les injections de fortes doses.

Enfin l'expérience XII ne nous est pas moins favorable. A une chienne de 6650 gr., HOFMEISTER injecte en deux fois 5,44 gr. de peptone. Il tue l'animal après avoir recueilli une portion de sang, renfermant encore bien des peptones, mais en quantité trop faible pour pouvoir être estimée. Pas d'urines, mais les reins renferment 0,7142 de peptone, c'est-à-dire 14 o/o. Il reste 86 o/o dont le sort serait à déterminer.

Comme on le voit par ces exemples, les résultats obtenus par HOFMEISTER avec de fortes doses ne s'écartent pas énormément des nôtres, et sont bien plutôt de nature à confirmer la disparition de la peptone dans l'organisme qu'à l'infirmer.

En résumé, il découle de l'examen des chiffres donnés par HOFMEISTER lui-même qu'il ne lui est nullement permis de conclure que la peptone injectée dans le sang est rejetée sans emploi; en effet, il faudrait admettre que l'organisme peut se rendre maître, en grande partie du moins, des fortes doses, tandis qu'il est impuissant devant les petites.

Les dosages de NEUMEISTER dans les urines échappent malheureusement à toute critique; cet auteur s'est contenté de constater que la réaction était forte. Or, avec un corps qui détermine, même en faible concentration, 1 o/o par exemple, des colorations aussi intenses, il est difficile, d'après nous, de porter un jugement par un simple coup d'œil.

Les travaux de HOFMEISTER et de NEUMEISTER renferment, du reste, bien des passages, qui, à notre avis, sont passibles de critiques sévères. Nous nous contenterons d'en signaler deux, se rapportant aux recherches de NEUMEISTER.

D'après cet auteur, les propeptones ou albumoses, comme il les appelle, seraient transformées, au moins en partie, chez le chien, d'abord en deutero-albumoses et ensuite en peptones; mais la transformation n'irait pas plus loin, et la peptone serait le dernier terme résultant de l'activité organique.

Nous ne voulons pas insister sur la première étape de la métamorphose, celle de l'albumose primaire en deutero-albumose; car l'existence de ces deux corps est loin d'être démontrée. Au contraire, d'après la plupart des chimistes, ils doivent être considérés comme formant une seule et même substance. Mais que dire de la transformation des deutero-albumoses en peptones? Le fait est certainement étrange, car il suppose une véritable digestion, arrêtée net dès que le terme peptone est atteint.

Neumeister l'a compris; aussi s'est-il donné beaucoup de peine pour expliquer le phénomène. Il suppose d'abord que le changement s'opère dans le sang. Il ajoute à du sang, obtenu par saignée, de petites quantités de protalbumose; il constate qu'il ne se forme pas de peptone. Il en conclut que le sang est étranger à la transformation; nous voulons bien l'admettre, mais nullement pour les raisons données par l'auteur. Nous les considèrerions comme bonnes, si, à défaut de sang absolument identique au sang en circulation, il s'était servi de sang simplement défibriné. Mais non, il emploie le sang après l'avoir reçu dans une forte solution de sel pour empêcher la coagulation, ou bien après l'avoir laqué au moyen de l'éther, c'est-à-dire après avoir dissous les globules rouges et produit des perturbations considérables dans sa constitution. Qui peut nous garantir que le sang ainsi traité n'a pas perdu quelques-unes au moins de ses propriétés? Quand à la présence des sels, ils sont certainement nuisibles au plus haut point; car, comme Nassé l'a démontré, quelques parties pour cent de sels suffisent pour enrayer complétement les phénomènes de fermentation.

Ne pouvant trouver la cause de la peptonisation de la protalbumose et de la deutero-albumose dans le sang, Neumeister s'adresse au foie et au rein. Il triture finement ces organes, et les met à digérer avec de la protoalbumose, mais il ne se forme pas trace de produits ultérieurs de la désagrégation de la molécule albuminoïde. L'expérience ne réussit pas mieux lorsque, au lieu d'opérer avec les organes triturés, on les soumet à une circulation artificielle avec du sang additionné d'albumose primaire.

Enfin dans les urines, quelle que soit leur réaction, elle ne peut pas se faire davantage, comme l'auteur s'en est assuré directement par plusieurs expériences, probablement à cause de la présence des sels.

Où faut-il donc placer la transformation de la protalbumose en peptone? Ici Neumeister se lance en plein dans l'hypothèse; il établit le siège du phénomène dans les canalicules urinifères eux-mêmes. Ce serait une digestion pepsinique, qui serait à la fois le produit de la pepsine, qu'on rencontrerait normalement dans le rein, et d'une réaction acide convenable.

Pour nous, la réaction de peptone obtenue par Neumeister pourrait bien n'être simplement que la réaction du biuret que les urines présentent souvent à l'état normal.

D'après le même auteur, les moindres traces de peptone injectée dans le sang apparaissent dans les urines. Comment concilier ce fait avec la pro-

priété que possède la muqueuse intestinale de transformer et de rendre utilisable la peptone qui lui est apportée par le sang, propriété admise par HOFMEISTER et NEUMEISTER. Le tube intestinal reçoit certainement plus de sang que les reins, et pourquoi la peptone ne diffuserait-elle pas aussi bien dans la muqueuse digestive que dans les reins? Mais si l'on admet ce partage, que devient l'affirmation que les plus petites quantités de peptone injectée sont éliminées?

La difficulté s'accroît encore quand on songe que NEUMEISTER admet que, chez le lapin, le foie est capable de faire disparaître la peptone. Ayant mis un foie modérément gros et coupé en morceaux à digérer avec du sang chargé de 0,6 gr. de peptone, il vit que cette dernière avait disparu sans laisser de traces après une heure et demie. Sans compter que la disparition s'était opérée peut-être en un temps beaucoup plus court, il faut reconnaître que chez l'animal vivant cette propriété du foie doit être singulièrement plus énergique. En effet :

1° Cet organe se trouve dans des conditions normales de vitalité;

2° Il n'a pas subi d'asphyxie transitoire;

3° Le contact avec les cellules hépatiques est infiniment plus parfait, car le sang ne baigne pas simplement la surface des morceaux, mais, par l'intermédiaire du réseau capillaire, il entre en relation directe avec chaque cellule hépatique, et même par plusieurs de ses côtés à la fois. Il est clair que la transformation des peptones doit s'opérer dans ces conditions beaucoup plus rapidement qu'avec le foie excisé et réduit en fragments. Nous avons ainsi, au moins chez le lapin, de l'aveu même de ceux qui sont adversaires de la transformation des peptones, deux organes, aussi remarquables par leur extension que par la quantité de sang qu'ils reçoivent, qui sont doués tous deux de la faculté de faire disparaître la peptone. Or, répétons-le, s'il en est ainsi, comment admettre que les moindres traces de cette substance introduite directement dans le sang sont expulsées par les urines?

CONCLUSIONS.

I. Contrairement aux affirmations d'HOFMEISTER et de NEUMEISTER, la peptone injectée directement dans le sang ne passe dans les urines que pour une petite partie.

II. Cette élimination ne s'opère pas parce que la peptone introduite dans le sang ne peut être utilisée par l'organisme; mais elle est la consé-

quence de l'osmose qui apporte cette substance aussi bien aux organes fermées, qu'à ceux qui déversent leurs produits à l'extérieur (reins). La disparition complète et rapide des peptones, malgré la ligature des vaisseaux des deux reins, le prouve à toute évidence.

III. La peptone disparaît indépendamment de toute intervention de la muqueuse digestive; car, si on lie les vaisseaux qui se rendent à l'estomac et à l'intestin, on n'en trouve plus de traces au bout de fort peu de temps.

IV. Cette disparition survient encore quand on ligature à la fois les deux reins et le tube gastro-intestinal.

V. On doit la considérer comme une fonction de toute cellule vivante.

VI. Les urines du chien et du lapin fournissent souvent, à l'état normal, la réaction du biuret.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME VI.

I.	Nouvelles recherches sur la digestion chloroformique, par H. Demarbaix et J. Denys	1
II.	Contribution à l'étude de l'action pathogène du bacille commun de l'intestin, par Fr. Vendrickx	21
III.	Recherches sur l'existence de la trypsine dans différents viscères, par H. Demarbaix et J. Denys	35
IV.	La subérine et les cellules du liège, par E. Gilson. .	63
V.	La soie et les appareils sériciGènes, par G. Gilson . .	115
VI.	Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, par A. Van Gehuchten.	183
VII.	Les téguments séminaux des cyclospermées (1re partie), par A. Meunier	293
VIII.	Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive des mammifères, par A. Van Gehuchten	395
IX.	Du sort de la peptone injectée dans le sang, par J. Denys et J. Poot	409

HC 413K E

41C1381